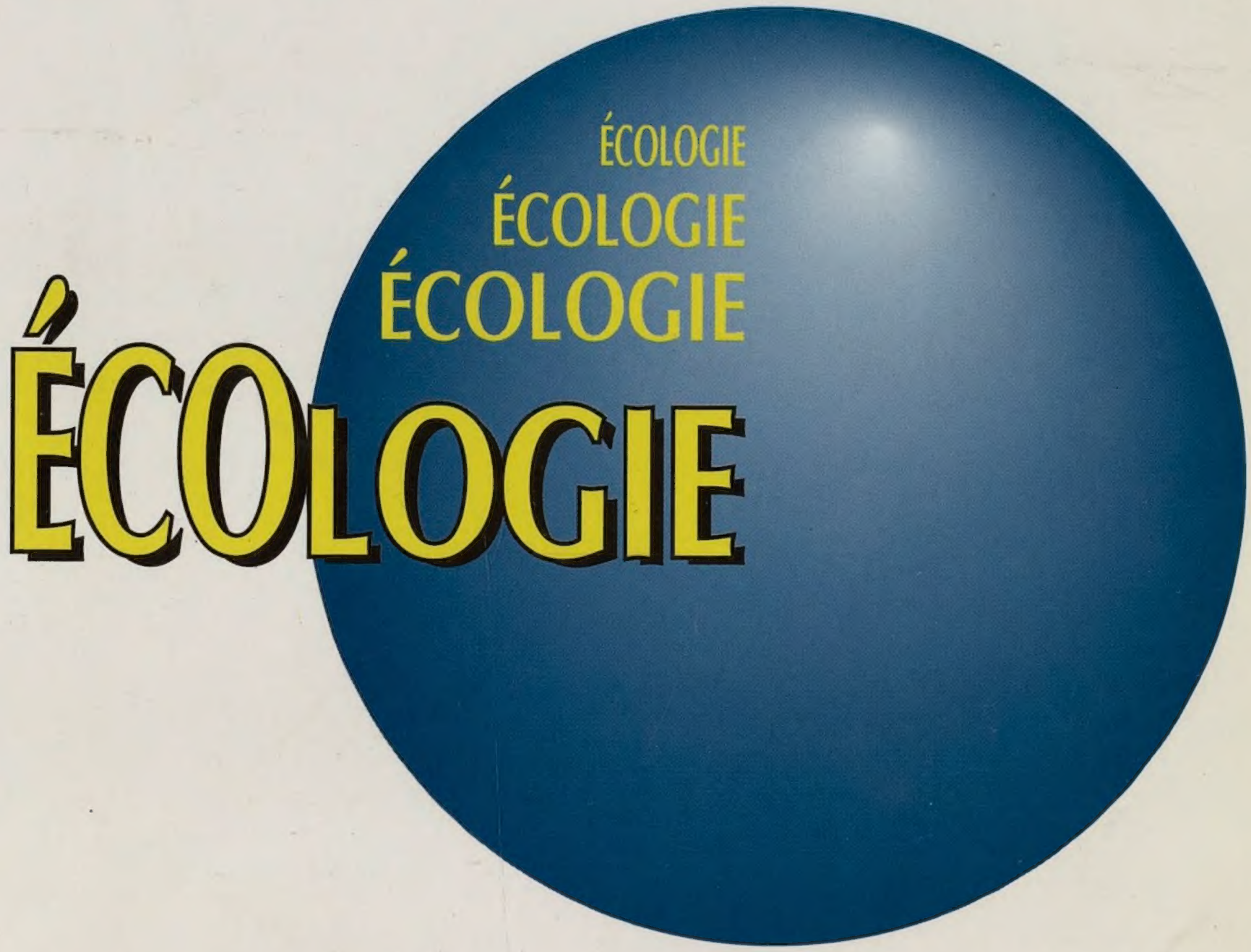
Pr 3835

Revue Trimestrielle
Tome 28 – Fascicule 4
Décembre 1997



SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Association reconnue d'utilité publique

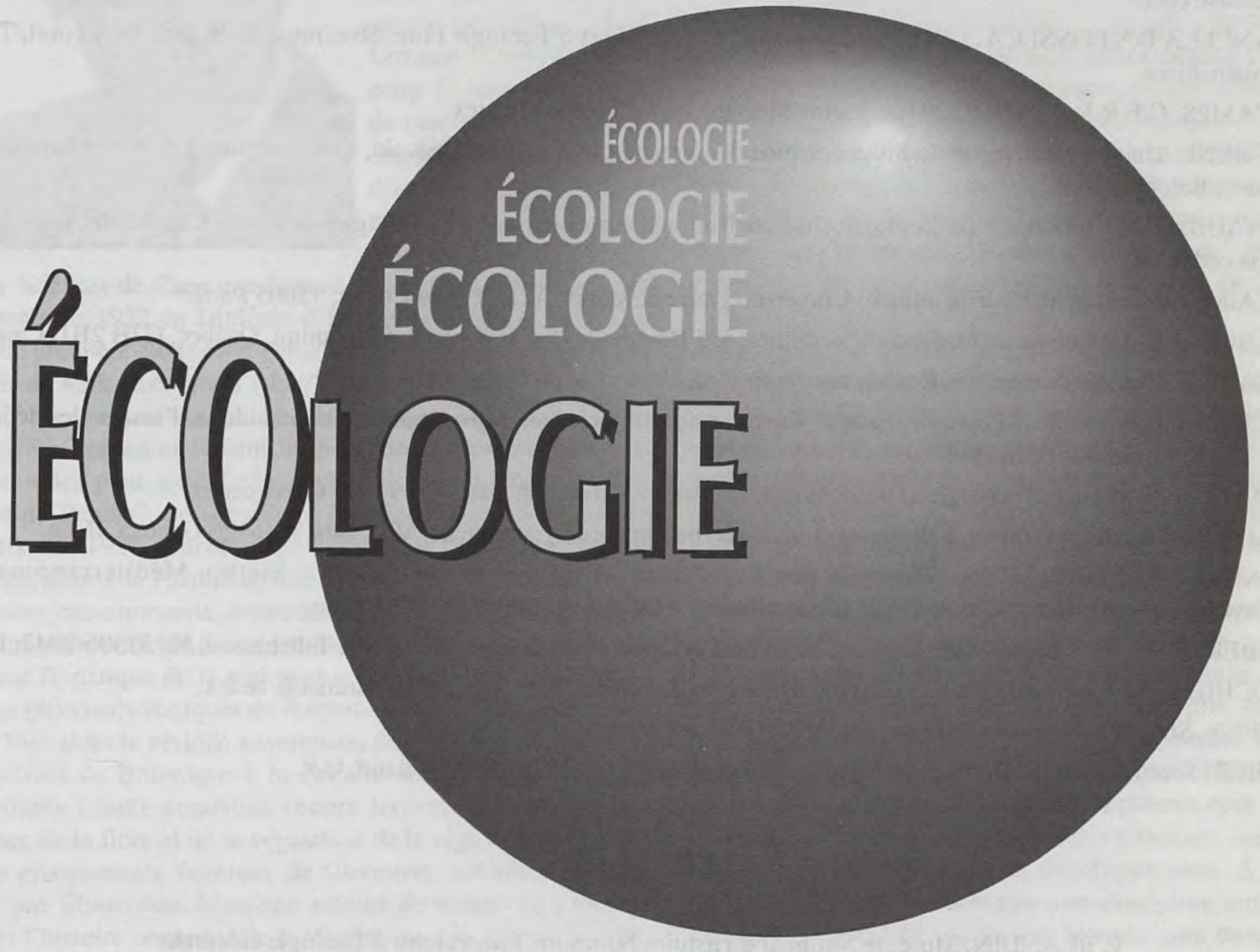
ISSN 1259-5314

13 MARS 1998

Source : MNHN

Source : MNHN

Revue Trimestrielle
Tome 28 – Fascicule 4
Décembre 1997



BIBL. DU
MUSÉUM
PARIS

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Association reconnue d'utilité publique

ISSN 0395-7217

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00041575 1
Source : MNHN

ÉCOLOGIE

REVUE DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

COMITÉ ÉDITORIAL

J.-C. AMIARD, Service d'Écotoxicologie, Université de Nantes, 1 rue Gaston Veil, 44035 Nantes Cedex.

F. ATHIAS-BINCHE, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

M. BARBERO, Biosystématique et Écologie Méditerranéenne, Université de Provence, case 461 bis, Avenue Escadrille Normandie Niemen, 13397 Marseille cedex 13.

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille.

F. BLASCO, ICIV - Institut de la Carte Internationale de la Végétation - 13, avenue du Colonel Roche, BP. 4403, 31405 Toulouse cedex.

J.-P. CANCELA DA FONSECA, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Écologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau.

H. DECAMPS, C.E.R.R., C.N.R.S. 29 rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse cedex.

M. DUFRENE, Unité d'Écologie et de Biogéographie, Université catholique de Louvain, Croix du Sud, 5 B - 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique.

M. ECHAUBARD, Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris cedex 05.

B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydriobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.

A. FRANCOEUR, Université du Québec à Chicoutimi, 555 Boulevard de l'Université, Chicoutimi, Québec, G7H 2B1, Canada.

S.I. GHABBOUR, Département des Ressources Naturelles, Université du Caire, Giza, Égypte.

F. MALAISSE, Laboratoire d'Écologie, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Passage des déportés, 2B - 5030 Gembloux, Belgique.

F. RAMADE, Laboratoire d'Écologie et de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay cedex.

G. RELINI, Universitá di Genova, Laboratori di biologia marina, Ecologia animale, Via Balbi 5, 16126 Genova, Italie.

P. SILAN, UMR-CNRS 5555, « Biologie des Populations d'Helminthes Parasites » Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, Université de Montpellier II, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète.

D. SIMBERLOFF, 109 Conradi Bldg, dept. of Biological Science, Florida State University, Tallahassee, FL 32306-2043, USA.

B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble cedex.

P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

M. USHER, Scottish Natural Heritage, 2 Anderson Place, Edinburgh, EH6 5NP, Scotland, U.K.

ÉDITEUR

P. BLANDIN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

COMITÉ DE RÉDACTION

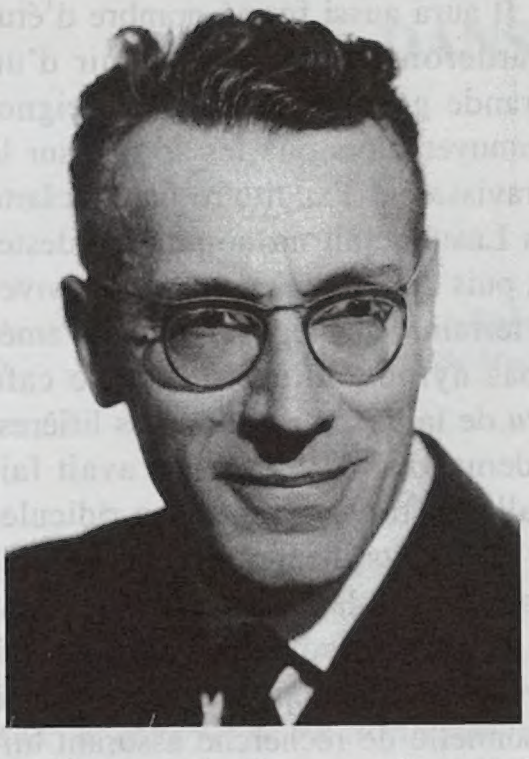
P. BLANDIN, J.-P. CANCELA DA FONSECA, R. DAJOZ, L. PALKA

Muséum National d'Histoire Naturelle,
Laboratoire d'Écologie Générale, 4, avenue du Petit Château - F 91800 Brunoy

Association Loi 1901 - reconnue d'utilité publique - ISSN 1259-5314 – TVA : FR 34 32 60 85 263 - SIRET 32 60 852 63 00019

Source : MNHN

GEORGES LEMÉE (1908-1996) †



Fondateur et premier président de notre Société, Georges LEMÉE s'est éteint le 20 décembre 1996, peu après son 88e anniversaire.

Né à Sées, dans le Perche ornais en 1908, il fut attiré très tôt par la botanique qu'il apprit sous la conduite de l'abbé LETACQ. Comme beaucoup de très bons élèves de condition modeste, il entra à l'École Normale d'Instituteurs d'Alençon en 1925 puis fut désigné pour suivre à la Faculté des Sciences de Caen une licence de Sciences Naturelles et y obtenir en 1932 un Diplôme d'Études Supérieures (D.E.S.). Cette première étude écologique portait sur les tourbières de la forêt de Multonne, près d'Alençon.

Il accepta une bourse de thèse, voie qu'il préféra à celle de l'Agrégation et obtient le grade de Docteur ès Sciences Naturelles pour ses "Recherches écologiques sur la végétation du Perche", qu'il présenta à la Faculté des Sciences de Paris dès 1937. Durant cette période, il fut aussi assistant préparateur à la Faculté de Caen et il prospecta plusieurs territoires bas-normands, notamment le Cotentin. Cet ensemble de travaux enrichit d'une manière significative la connaissance floristique de la région et constitua les premières données phytosociologiques du domaine atlantique français.

Vint alors la période auvergnate, de 1937 à 1945. Nommé assistant de Botanique à la Faculté de Clermont-Ferrand, Georges LEMÉE contribua encore largement à la connaissance de la flore et de la végétation de la région dont la carte des groupements végétaux de Clermont, publiée plus tard, est une illustration. Mais son activité de recherche s'orienta vers l'histoire conjointe de la végétation et du climat au quaternaire, grâce à l'analyse pollinique de sédiments prélevés dans les tourbières. Son œuvre palynologique l'a conduit à retracer l'évolution forestière postglaciaire de nombreux pays du Massif Central et ses données servent de base à des débats encore actuels. Ces recherches s'accompagnèrent d'une activité d'enseignement illustrée notamment par des stages à la station de Besse-en-Chandesse, et furent interrompues en 1939-1940 par une mobilisation au fort de Saint-Cyr puis à la station météorologique de Bar-le-Duc.

L'occasion lui fut donnée d'être nommé Chef de Travaux à la Faculté de Strasbourg, laquelle s'était repliée à Clermont pendant la guerre. Il partit donc en Alsace dès le retour de la Faculté dans sa région en 1945. Il y resta pendant 14 ans au cours desquels il a créé avec Marcel GUINOCHET un fameux certificat de Phytosociologie et Pédologie, gravi les échelons de la hiérarchie universitaire, et élargi encore son domaine de compétence. Il contribua encore, mais moins qu'ailleurs, à la connaissance de la flore et de la végétation (l'Alsace était mieux connue et les données auvergnates accumulées mais non publiées étaient nombreuses). Il développa plutôt la dynamique des sols, étudiant en particulier le rôle de la microflore et l'effet des contraintes liées au froid (Hautes-Vosges) ou à l'hydromorphie (Ried ello-rhénan). Ces études furent prises en charge par ses premiers élèves : Roland CARBIENER, Paul LOSSAINT, Roger SCHAEFER... Parallèlement, il commença des travaux d'écophysiologie. Ceux-ci furent induits par plusieurs missions en Afrique (1947-1957) à la demande des instituts français d'outre-mer ou du CNRS. Malgré les performances modestes des techniques de mesure de l'époque, il réussit à mener à bien plusieurs études sur le bilan de l'eau de quelques espèces. Les "Recherches écophysiologiques sur le cacaoyer", publiées en 1956, assurèrent sa notoriété dans le monde de l'écologie tropicale.

Pressenti par Pierre CHOUARD, physiologiste végétal, lui aussi naturaliste de formation, Georges LEMÉE accepta de venir à Paris fin 1959. Il fut d'abord nommé à la Sorbonne et hébergé pour sa recherche au Phytotron du CNRS de Gif-sur-Yvette, pendant la construction de son futur laboratoire à la Faculté d'Orsay, tout récemment créé et encore sous la tutelle de Paris. Fondateur en 1962 du laboratoire d'Écologie Végétale et du premier certificat du même nom en France, il commença une phase d'activités intenses d'enseignement, de recherche, de conseil et d'expertise (1962-1978).

Grâce à ses choix en tant que responsable, Georges LEMÉE a placé d'emblée Orsay au premier plan des centres d'enseignement de l'Écologie. Le premier certificat (optionnel) d'Écologie végétale s'est doublé dès 1965 d'un DEA qui a produit plus d'une centaine de diplômés dont beaucoup - français ou étrangers - occupent des fonctions dans l'enseignement, la recherche ou le développement. À partir de 1967, l'Écologie est devenue une discipline universitaire vraiment importante, après son introduction dans les programmes des lycées. La formation des professeurs un peu désemparés et la montée d'une pensée écologique suscitant l'intérêt d'une population étudiante toujours plus nombreuse ont engendré une intense activité d'enseignement. C'est dans ce contexte que Georges LEMÉE a publié son précis de Biogéographie (1967). C'est aussi l'époque où il convoqua pour le milieu de mai 1968 la première assemblée constitutive de la Société Française d'Écologie. Notre société dut attendre quelques mois une période plus calme pour naître.

Dans le domaine de la recherche, Georges LEMÉE a dirigé ou initié des activités dans de nombreuses directions.

Ses missions en Afrique lui ont fait reconnaître une compétence qui l'a conduit à devenir membre du Comité Technique de Botanique et Biologie Végétale de l'ORSTOM

Source : MNHN

(1963-1976) puis à y accepter la présidence du Comité de Biologie des sols (1964-1970). Au cours de cette période, il a formé de nombreux chercheurs qui ont ensuite travaillé en diverses régions tropicales, dans le domaine du fonctionnement et de la productivité d'écosystèmes forestiers.

D'autres instituts de recherches tropicales l'ont aussi souvent sollicité comme expert et conseiller scientifique (IFCC, IRHO, CTFT...).

Georges LEMÉE a également dirigé ou initié de multiples recherches écophysiologiques ayant conduit à une douzaine de thèses. Les sujets ont concerné les mécanismes de la compétition intra ou interspécifique, la photorespiration, l'adaptation phénotypique et la sélection génotypique des plantes par les facteurs de l'environnement, l'influence de la sécheresse, sur la fixation phytosynthétique, sur la croissance et la morphogénèse des racines ou encore sur le métabolisme secondaire. Toutes ces recherches ont été menées en collaboration avec le CNRS de Gif-sur-Yvette.

Parallèlement, il a conservé une forte activité en Écologie, concentrée sur le massif forestier de Fontainebleau, site d'un grand intérêt et dans lequel existe un laboratoire de terrain qui a procuré de grandes facilités de travail. Si des sujets ont concerné le Pin sylvestre ou les pelouses xérophiles, ce sont les études portant sur la structure et le fonctionnement des réserves biologiques intégrales qui ont eu le plus de notoriété. Après les premiers travaux (1964-1967) visant à décrire le cycle sylvogénétique, Georges LEMÉE a dirigé pendant 6 ans une "recherche coopérative sur programme" associant divers laboratoires de l'INRA et du CNRS. C'est au cours de cette période de fructueuse collaboration interdisciplinaire qu'ont été établies les bases de la connaissance du fonctionnement d'un écosystème redevenu proche du climax.

En 1978, à l'âge de la retraite, paraissaient trois publications importantes : le "*Précis d'Écologie végétale*" et deux gros articles dans un même livre, "*La hêtraie naturelle de Fontainebleau*" et "*La forêt sempervirente de Basse Côte d'Ivoire*", qui mettaient un terme à son activité professionnelle.

L'histoire scientifique de G. LEMÉE n'est pas finie pour autant car 26 publications jalonnent encore ses 18 années de retraite. S'il s'est discrètement et progressivement effacé du laboratoire d'Orsay, il a conservé jusqu'à la fin des contacts avec ses anciens élèves et collaborateurs, ne serait-ce que pour aller sur le terrain ou mettre au point les articles à publier. Si Fontainebleau a représenté l'essentiel de ses activités pendant cette dernière période de sa vie, il a aussi finalisé quelques articles, à partir de données anciennes issues d'Auvergne, région pour laquelle il avait gardé une particulière affection. Revenant à des thèmes qui l'avaient passionné -l'histoire de la végétation par exemple- il a terminé son œuvre par l'illustration et l'interprétation de la dynamique forestière où son expérience ancienne, assortie de quelques observations simples mais judicieuses, rendait très claire la compréhension de nos paysages actuels.

Au total, Georges LEMÉE aura laissé pendant 68 ans (de 1929 à 1997) plus de 110 publications, dont beaucoup sont aujourd'hui recherchées comme témoins de la flore et de la végétation anciennes, à l'heure où on se préoccupe de conservation du patrimoine naturel. D'autres sont utilisées comme sources de données pour tester des modèles de dynamique de la végétation. On a le sentiment que son œuvre ne tombera pas dans l'oubli. Il aura aussi formé nombre d'étudiants et d'élèves qui garderont de lui le souvenir d'un homme affable, d'une grande gentillesse, que l'enseignement de cours semblait ennuyer alors que les sorties sur le terrain sous sa conduite ravissaient l'auditoire par la clarté des explications. Georges LEMÉE était un homme modeste, longtemps usager du vélo, puis de voitures petites mais vivement menées, armé sur le terrain de sa légendaire pelle américaine et utilisant des bas nylons ou des boîtes de café soluble pour l'étude *in situ* de la décomposition des litières. Modeste aussi dans ses demandes de locaux (il avait fait construire à Orsay une salle de travaux pratiques ridiculement petite), de postes ou de crédits (heureusement, ses collègues revoyaient ses propositions à la hausse). C'était aussi un homme discret, timide et un peu individualiste. Même à l'époque d'Orsay, où son emploi du temps était chargé, il a conservé une activité personnelle de recherche assurant lui-même et souvent seul le travail de terrain. Peu directif vis-à-vis de ses élèves, il estimait que chacun devait faire ses preuves seul comme lui l'avait fait, et comme c'était aussi l'habitude à l'époque. Le fait que moins du quart de ses nombreuses publications soient cosignées par un collègue ou un collaborateur illustre bien cette attitude qui contraste avec son tempérament par ailleurs prévenant et altruiste.

Il a gardé jusqu'à la fin une grande liberté d'esprit. Par exemple, s'il défendait le caractère hautement indicateur des associations végétales, il n'a jamais cru à la validité de la classification phytosociologique, qui fait encore aujourd'hui l'objet de discussions byzantines. De même, il était dubitatif devant la modélisation des processus complexes comme ceux qui règlent l'évolution des écosystèmes. Enfin il résistait à l'hégémonie anglophone, ayant notamment mal vécu la transformation d'*Œcologia Plantarum*, revue qu'il avait créée en 1965, en organe de langue anglaise. Pourtant, avec humour, il avait sacrifié aux usages modernes en rédigeant son premier article en anglais. Ce fut aussi le dernier, accepté deux mois après son décès par une revue anglo-saxonne.

Ses derniers élèves, collaborateurs et amis, gardent de lui un souvenir à la fois respectueux et affectueux qu'il a mérité par sa compétence et sa gentillesse. Il faisait partie des quelques personnalités nourries d'une très forte culture naturaliste qui auront marqué l'Écologie française du XX^{e} siècle.

Jean GUITTET
(avec la collaboration de
Solange BLAISE et Jean-Yves PONTAILLER)

Source : MNHN

Écologie, t. 28 (4) 1997 : 281-292

ANALYSE DE LA DISTRIBUTION DES REPTILES DANS LE MASSIF DE L'AURÈS (ALGÉRIE)*

Laurent CHIRIO & Charles P. BLANC

Laboratoire de Zoogéographie, Université Paul Valéry, Montpellier III,
Route de Mende, 34199 Montpellier Cedex 5 - France, Télécopie : +33 (0) 4 67 14 24 59.
email : cblanc@bred.univ.montp3.fr

SUMMARY
(original scientific paper)

DISTRIBUTION ANALYSIS OF THE REPTILES IN THE AURES MASSIF (ALGERIA).
Analysis of herpetofauna distribution in the Aurès massif is based on the mapping of its 17 ecological habitats.
Relationships between saurian ecological communities are related to natural and disturbed plant communities. Highest biodiversities were found in the open vegetal formations without climatical constraints. More than 50% of reptilian biocenoses are made of 9-10 lizards; the variability of the number of snakes is mainly due to sampling chance.
Mediterranean, Saharan or tropical biogeographical origins or the reptile species explain differences in the structure of the herpetological biocenoses on the northern and southern sides and on the top of the Aurès massif.

KEY WORDS : Distribution - Ecology - Biogeography - Reptiles - Aurès massif - Algeria.

RÉSUMÉ
(travail original)

Les 17 milieux écologiques identifiés et cartographiés dans l'Aurès ont servi de base à l'analyse de la distribution de l'herpétofaune de ce massif. Les affinités entre les communautés de sauriens reflètent les affinités entre associations végétales, qu'elles soient naturelles ou dégradées. Les biodiversités les plus élevées s'observent dans les formations ouvertes et non contraignantes. Plus de la moitié des communautés de reptiles comptent un maximum de 9 à 10 sauriens. Le nombre fluctuant d'ophidiens est sans doute lié à des difficultés d'échantillonnage.
L'origine biogéographique (méditerranéenne, saharienne ou tropicale), des espèces rend compte d'une organisation des communautés herpétologiques très différente sur les deux versants et la région sommitale du massif.

MOTS CLÉS : Distribution - Écologie - Biogéographie - Reptiles - Massif de l'Aurès - Algérie.

INTRODUCTION

Le peuplement herpétologique du massif de l'Aurès a fait l'objet par l'un de nous (L.C.) d'un inventaire dense (213 stations de collecte), réparti dans l'ensemble du massif. La présence de 41 taxons est confirmée par les observations et collectes réalisées. Parmi les 14 autres espèces mentionnées dans les données bibliographiques nous estimons qu'au moins 8 d'entre elles correspondent soit à des erreurs d'identification ou d'étiquetage, soit à de larges approximations dans leur localisation rapportée à une ville étape, notamment Biskra.

Le nombre élevé de stations de collecte et l'impossibilité matérielle d'aboutir à un relevé exhaustif de l'herpétofaune locale, en raison en particulier de la rareté de certaines espèces ou de leur mode de vie qui rend aléatoire leur observation ou leur collecte, nous ont conduits à regrouper nos données de terrain par milieux phytoécologiques. Nous avons donc entrepris une typologie et une cartographie des milieux écologiques et dégagé leurs relations d'après la composition spécifique de leur herpétofaune.

Il devient alors possible de préciser : (1) l'impact des facteurs écologiques sur la distribution géographique des reptiles en utilisant notamment la végétation qui est un

* Manuscrit reçu le 13 mars 1997 ; version révisée acceptée pour publication le 25 novembre 1997.

Source : MNHN

bon indicateur des conditions de l'environnement; (2) la part de l'origine biogéographique des taxons sur les composition et richesse spécifiques des communautés herpétologiques dans chacun des milieux écologiques.

TYPOLOGIE ET CARTOGRAPHIE DES MILIEUX ÉCOLOGIQUES

Nous avons pu identifier 17 milieux écologiques différenciés par leurs caractéristiques édaphiques, orographiques, bioclimatiques et du couvert végétal auxquelles les reptiles sont les plus sensibles.

À l'échelle du secteur écologique, le sol est constitué le plus souvent par :

- des affleurements rocheux, généralement calcaires ou marneux, rarement gréseux (sommet du Chelia),
- des sols forestiers (sous cédraie, iliçaie ou pinède) bruns calcaires et des rendzines,
- des sols argilo-marneux, souvent caillouteux (associés aux steppes),
- des sols argileux lourds, plus ou moins compacts et indurés (glacis de piémonts),
- des placages de sables vifs éoliens localisés au sud de Biskra.

La morphologie du massif en grands plis de type appalachien, sans charriages, lui confère des reliefs très accusés qui culminent aux djebels Chelia (2 328 m) et Bezez (2 341 m) et qui édifient une barrière dont la ligne de crête s'infléchit à 1 650 m au col de Medina et 1 800 m au col d'Eressas et ne s'abaisse vers 1 200 m qu'au niveau des deux grandes vallées latérales des oueds el Haï à l'ouest et el Arab à l'est. Le piémont nord s'établit à une altitude moyenne d'environ 1 000 m tandis que le piémont sud s'abaisse partout à des altitudes inférieures à 200 m.

Le climat est le principal facteur écologique de la région (BALLAIS, 1981); il modèle le paysage végétal de façon très marquée. Peu de stations climatiques sont installées de longue date dans le massif, et leurs données sont peu représentatives des variations de la couverture végétale car elles sont situées dans des zones de cultures.

L'analyse des cartes pluviométriques de la région étudiée (GAUSSEN & BAGNOULS, 1954; CHAUMONT & PAQUIN, 1975; LE HOUÉROU *et al.*, 1975, 1977) met en évidence un gradient fortement corrélé à l'altitude, avec plus de 800 mm d'eau sur les sommets et moins de 200 mm sur le piémont sud; il s'y ajoute un faible gradient longitudinal : l'est du massif est un peu plus arrosé à altitude égale, que l'ouest. Les moyennes de température sont essentiellement liées aux variations altitudinales, avec une moyenne des minima du mois le plus froid allant de -7 °C (sommet du djebel Chelia) à +7 °C (piémont méridional).

L'extrapolation à partir des travaux de SCHOENENBERGER (1972b) sur la région des Beni-Imloul, de SWINDEREN (1973) sur les forêts algériennes, de LE HOUEROU *et al.* (1975; 1977) sur le bassin versant du Hodna, de LE HOUEROU sur le Maghreb (1986; 1995 a-b) et sur la Tunisie (1969), nous a permis de reconnaître dans

TABLEAU I.– Bioclimats de l'Aurès, caractéristiques physiques et principales séries de végétation.
Bioclimates in the Aurès massif, environmental characteristics and main vegetation series.

Étage bioclimatique	Altitude (m)	Pluviométrie (mm)	Température (° C)	Séries de végétation
Subhumide supérieur (SHS)	2 328 à 2 200 2 200 à 1900	> 800 800 à 700	-7 à -3 -5 à -2	Pelouse alpine Cédraie pure
Subhumide inférieur (SHI)	2000 à 1500	700 à 600 600 à 500	-1 à 0	Cédraie à chêne vert Thuriféraie Iliçaie
Semi-aride supérieur (SAS)	1 600 à 1 100	500 à 400	0 à +3	Pinède à chêne vert et romarin
Semi-aride inférieur (SAI)	1 200 à 1 000	400 à 300	-1 à -3	Pinède à genévrier de Phénicie
Aride supérieur (AS)	1 100 à 400	300 à 200	+1 à +3	Junipéraie de Phénicie
Aride moyen (AM)	500 à 200	300 à 200	+1 à +5	Steppe à *Rhus tripartita*
Aride inférieur (AI)	< 250	< 200	+3 à +7	Steppe xérophytique

Source : MNHN

le massif de l'Aurès l'étagement des bioclimats définis selon l'indice d'EMBERGER (EMBERGER, 1955) du subhumide supérieur à l'aride inférieur (TAB. I).

Dix séries principales de végétation ont été identifiées dans l'ensemble du massif de l'Aurès (SCHOENENBERGER, 1970; 1972a), très liées aux étages bioclimatiques (voir TAB. I).

La pelouse de haute montagne

Elle n'existe que sur le Ras Keltoum, sommet du djebel Chelia, entre 2200 et 2328 m d'altitude. L'enneigement prolongé interdit le développement de toute végétation arborescente. Cette pelouse, sur sol de type rendzine, est faite de Graminées : *Festuca ovina, Festuca deserti aurasiaca, Phleum phleoides, Avena macrostachya, Koeleria splendens, associées à Dianthus balbisii, Catananche montana, Potentilla pensylvanica.*

Au-dessous de 2200 m en face sud et 1600 m en face nord (LE HOUEROU, 1995b), apparaissent les premiers buissons de xérophytes épineux en coussinets de la steppe pulvinée à *Erinacea anthyllis, Cytisus purgans balansae, Genista pseudopilosa, Bupleurum spinosum, Juniperus communis.*

La cédraie pure

Elle est constituée de beaux arbres (*Cedrus atlantica libanotica*), à cime tabulaire. La régénération ne réussit pas tous les ans dans cette forêt (ABDESSEMED, 1981a et b; 1984), qui atteint ici sa limite climatique la plus sèche. La cédraie pure couvre de faibles surfaces, uniquement au-dessous du sommet du djebel Chelia, sur le sommet du djebel Faraoun, à l'est et sur quelques sommets des monts Belezma, à l'ouest.

La pelouse de dégradation de cette série est riche en *Bromus erectus, Hordeum nodosum, Catananche montana, Armeria plantaginea.* La cédraie ne semble pas s'y régénérer dans les conditions anthropiques actuelles.

La cédraie à chêne vert

Au-dessous de 2000 m, la cédraie est envahie par le chêne vert en stations fraîches et humides, avec apparition rapide du genévrier oxycèdre (*Juniperus oxycedrus*). On trouve cette formation sur le djebel Chelia, le djebel Faraoun, le Sgag et les monts Belezma. Dans les zones défrichées, notamment les p,turages d'altitude, la cédraie à chêne vert fait place à une pelouse fournie à *Euphorbia bupleuroides, Onobrychis argentea, Ampelodesmos mauritanicus, Artemisia campestris, Hertia cheirifolia.*

L'iliçaie

Peu développée sur les versants sud, on la rencontre surtout sur la face nord des reliefs les plus importants; le Chêne vert (*Quercus ilex*) y est localement accompagné du frêne dimorphe (*Fraxinus xanthoxyloides*); en sous-bois, sur sol brun calcaire, on observe *Catananche coerulea, Inula montana, Silene italica* et *Calycotome spinosa* qui n'est jamais abondant. L'iliçaie pure n'occupe qu'une zone de transition à cheval sur le subhumide inférieur et le semi-aride supérieur, laissant rapidement la place à la pinède en stations moins froides.

La dégradation de l'iliçaie par surpâturage provoque successivement l'apparition d'un matorral de petits arbustes rabougris, puis d'une pelouse à *Hordeum nodosum* et *Bromus erectus* et enfin d'une steppe à *Artemisia campestris* et *Ampelodesmos mauritanicus*.

La thuriféraie

Cette formation végétale est caractéristique des hauts versants méridionaux exposés aux influences sahariennes, donc des stations sèches d'altitude, situées entre 1650 m et 1800 m. Le genévrier thurifère (*Juniperus thurifera*) atteint ici la même altitude que le cèdre, alors qu'on l'observe au-dessous dans l'Atlas marocain : le cèdre y occupe surtout l'humide et le subhumide supérieur, le genévrier thurifère plutôt le subhumide inférieur et une partie du semi-aride supérieur (LE HOUEROU, 1995b).

Cette formation, très ouverte, est constituée de vieux arbres épars dans une steppe à *Artemisia campestris, Bupleurum spinosum,* parfois même *Stipa tenacissima.* Elle ne se régénère pas dans l'Aurès, sauf peut-être au col de Baali, au-dessus d'Arris; partout ailleurs, c'est une formation relictuelle, témoin d'un passé climatique plus humide de la région.

La pinède à chêne vert

Le Pin d'Alep (*Pinus halepensis*) s'infiltre parfois jusque dans la cédraie du subhumide inférieur sur marnes bien exposées, mais sa situation optimale se trouve dans le semi-aride, où il forme une futaie climacique qui domine une strate basse de chênes verts rabougris. Les beaux spécimens atteignent 20 à 25 m de haut pour un diamètre de 95 cm, notamment dans le djebel des Beni-Imloul. Ce pin est accompagné au sol par *Rosmarinus officinalis, Globularia alypum, Genista microcephala, Genista cinerea, Cistus villosus* sur sol humifère noir.

La pinède cède la place à la steppe à armoise (*Artemisia campestris* remplacée après quelques années par *Artemisia herba-alba*) dans les zones défrichées et surpâturées, ou dans les nombreuses trouées brûlées par le napalm au cours de la guerre d'indépendance (1954-1962).

La pinède à genévrier de Phénicie

En descendant le long des versants, l'aridité s'accentue, les encroûtements calcaires se généralisent, le chêne vert disparaît totalement, remplacé par le genévrier de Phénicie (*Juniperus phoenicea*). La densité du pin en futaie varie peu, mais il est accompagné ici par *Pithuranthos*

Source : MNHN

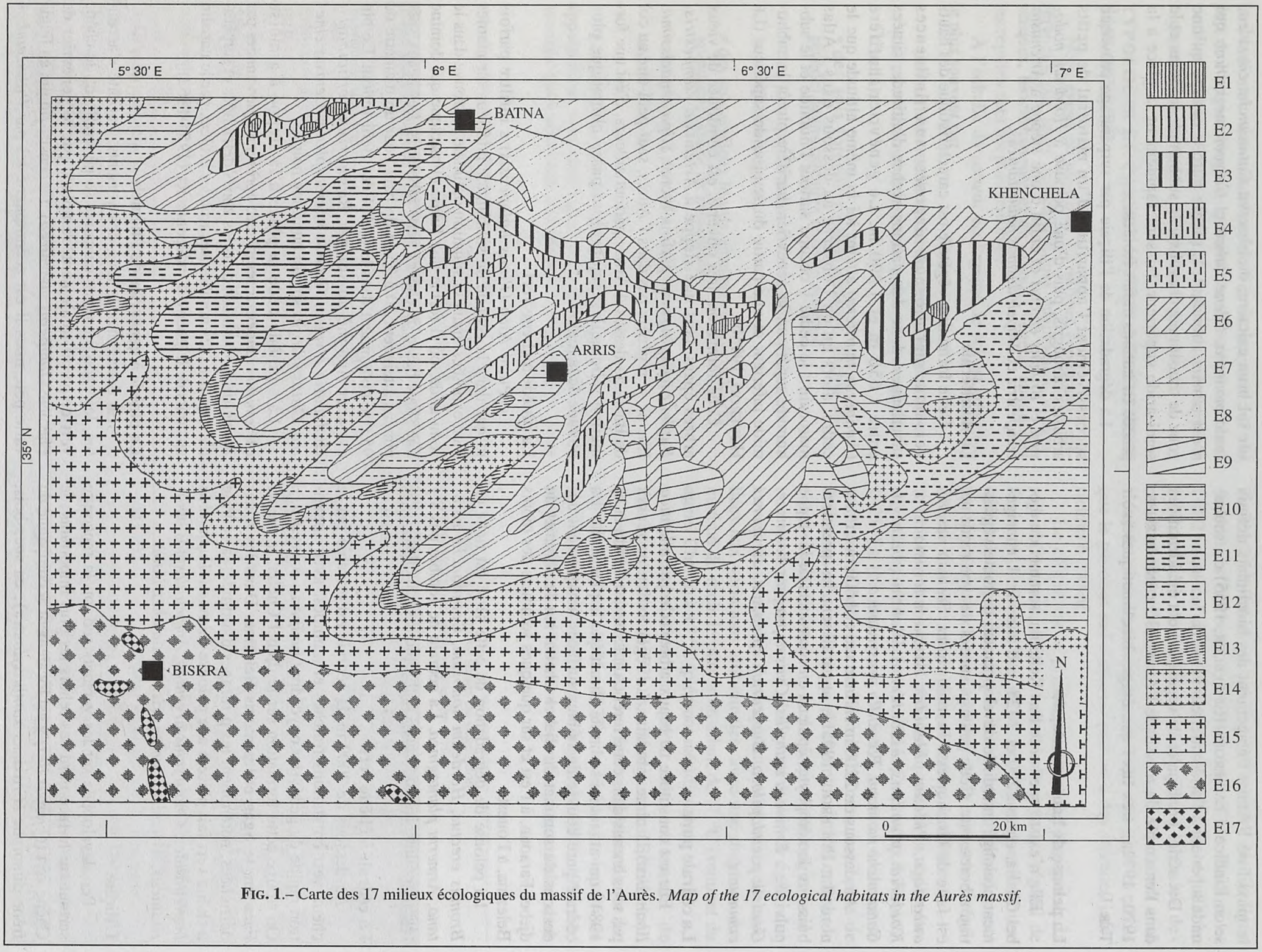


Fig. 1.– Carte des 17 milieux écologiques du massif de l'Aurès. *Map of the 17 ecological habitats in the Aurès massif.*

Source : MNHN

scoparius, Stipa parviflora, Artemisia herba-alba et surtout l'alfa *Stipa tenacissima*.

La steppe de dégradation de cette série est la steppe à alfa, largement distribuée sur le piémont nord du massif.

La junipéraie de Phénicie

Cette formation ouverte se développe à la rupture de pente des versants sud, vers 900-1 000 m. De nombreuses espèces arides et même sahariennes apparaissent, telles *Astragalus armatus tragacanthoides, Anabasis oropediorum, Centaurea pullata, Atractylis serratuloides, Salsola vermiculata villosa* et *Peganum harmala*.

Ces espèces xérophytes subsistent, dispersées, dans la steppe de dégradation de l'aride supérieur. Dans les fonds d'oueds apparaissent les premières palmeraies de *Phoenix dactylifera*.

La steppe à Rhus et *Ziziphus*

Dans l'aride moyen, sur les contreforts méridionaux, les arbustes (*Juniperus phoenicea, Rhus tripartita, Ziziphus lotus*) ne subsistent que dans les vallons ; *Nerium oleander* est limité au lit des oueds. Ailleurs, la végétation xérophytique, éparse, devient subsaharienne et thermophile, avec *Salsola vermiculata, Limoniastrum guyonianum, Atractylis serratuloides, Salvia aegyptiaca, Astragalus armatus tragacanthoides*.

Sur les bords des oueds encaissés, les palmeraies sont nombreuses.

La steppe xérophytique du piémont sud

Les mêmes espèces xérophytiques, auxquelles s'ajoutent *Atriplex halimus*, colonisent timidement les contreforts ainsi que les sols argileux indurés du piémont méridional présaharien de l'Aurès.

TABLEAU II.– Caractéristiques des 17 milieux écologiques, nombre de stations d'échantillonnage et biodiversité des reptiles.
Characteristics of the 17 ecological habitats, number of field sampling stations and reptilian biodiversity.

Milieux	Bioclimats	Formations végétales	N. éléments cartographiés	Aire (%)	Pluviométrie (mm)	N. stations	Altitude moyenne (m)	Biodiversité
E1	SHS	pelouse alpine et cédraie pure	5	0,14	800-700	3	2080	1
E2	SHI	cédraie à chêne vert	5	0,28	700-600	5	1660	4
E3	SHI-SAS	iliçaie	11	2,74	600-500	16	1415	8
E4	SHI	thuriféraie dégradée	5	0,88	500	13	1710	11
E5	SHI-SAS	pelouse de dégradation de E2 et E3	4	2,94	600-500	15	1570	11
E6	SAS	pinède à chêne vert et romarin	11	5,62	600-450	14	1230	13
E7	SAS	steppe de dégradation de E6	3	14,62	600-450	18	1170	16
E8	SAS-SAI-AS	steppe du piémont nord du massif	1	7,15	450-400	15	960	9
E9	SAI	pinède à genévrier de Phénicie	5	1,41	400-350	6	1150	8
E10	SAI	steppe de dégradation de E9	9	13,39	600-300	14	1250	10
E11	SAS-SAI-AS	steppes de la haute vallée de l'oued el Haï	2	3,27	400-250	14	850	9
E12	SAS-SAI-AS	steppes de la haute vallée de l'oued el Arab	1	2,31	400-300	10	1060	13
E13	AS	junipéraie de Phénicie	12	1,56	400-300	11	1080	6
E14	AS	steppe de dégradation de E13	3	15,22	400-300	19	800	11
E15	AM	steppe à *Rhus tripartita* et *Ziziphus lotus*	1	12,01	300-200	22	380	12
E16	AI	steppe xérophytique présaharienne	1	16,17	200-100	12	90	16
E17	AI	steppe psammophile	5	0,28	200-100	6	70	8

Source : MNHN

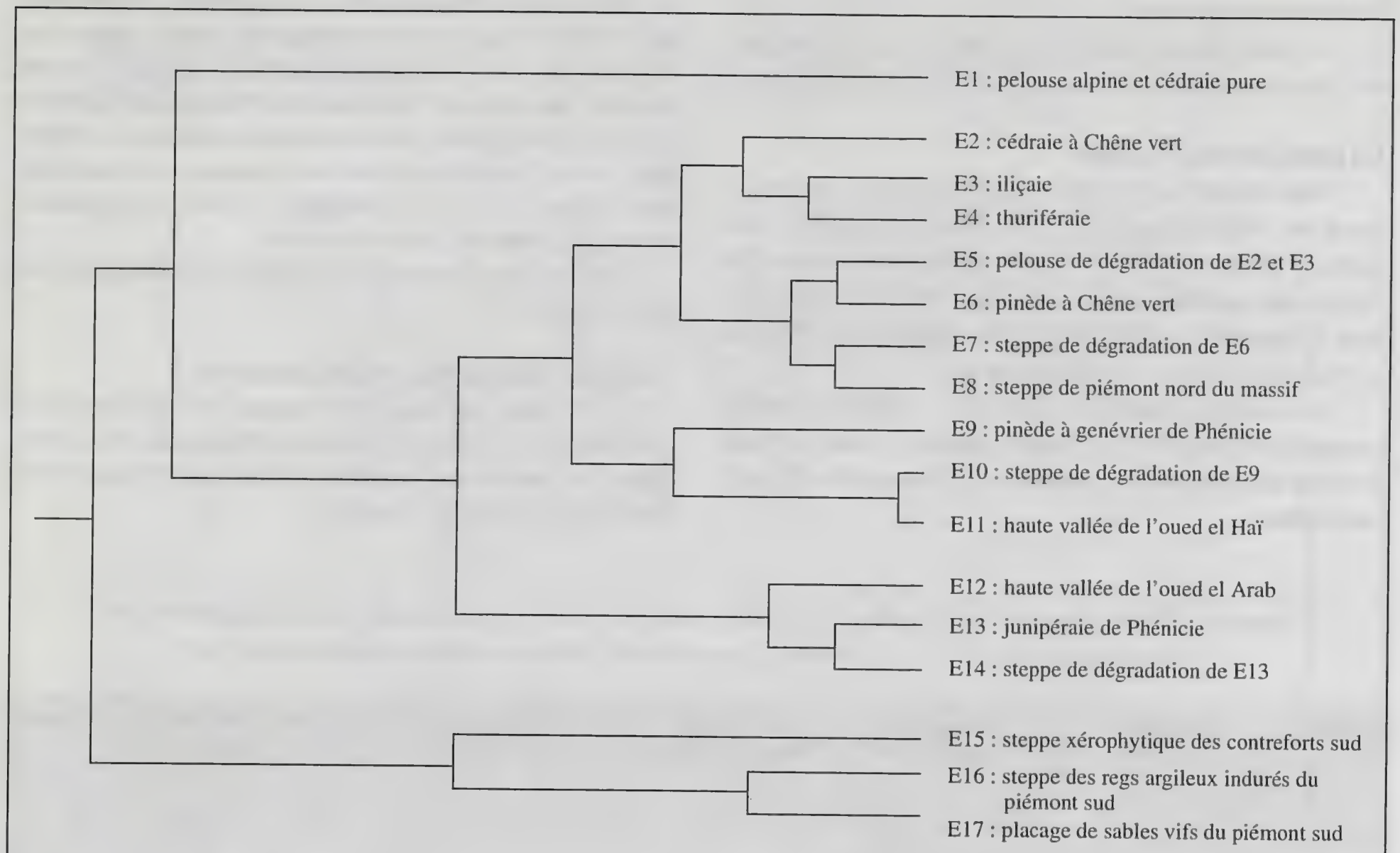


FIG. 2.– Dendrogramme de similitude des milieux écologiques de l'Aurès (coefficient de ressemblance faunistique de Duellman) déduit de leur peuplement en sauriens.

Dendrogram of similarity of ecological habitats based on Duellman's faunistical resemblance coefficient of saurian communities.

Sur les placages de sables vifs apparaissent *Retama retam, Hammada schmittiana, Thymelea microphylla, Stipagrostis pungens, Cyperus conglomeratus, Ephedra alata subsp. alenda*, plantes typiques de l'erg.

Ces dix séries de végétation constituent la base de la typologie des milieux écologiques. Elles ont été complétées par les formes de dégradation de quelques-uns des milieux naturels (E2- E3, E6, E9, E13) et par les deux ensembles constitués par les hautes vallées des oueds el Haï et el Arab, individualisées en raison de leur faible déclivité. Enfin, les différences édaphiques nous conduisent à distinguer les deux variantes de la série steppe xérophytique du piémont sud, sur sols argileux indurés ou sableux meubles.

Le nombre des milieux écologiques identifiés dans l'Aurès, et dont les caractéristiques nous apparaissent significativement différentes pour des reptiles, s'établit donc à 17. La figure 1 en fournit une représentation cartographique; le tableau II indique la fragmentation (1 à 12 éléments cartographiés) et la surface relative de chacun d'eux.

Le nombre que nous avons retenu, de 17 milieux écologiques est proche de celui auquel ont abouti LE HOUÉROU *et al.* (1975) : 20 milieux dans la moitié occidentale des Aurès et dans le Belezma.

RÉPARTITION DES REPTILES DANS LES 17 MILIEUX ÉCOLOGIQUES

Nous avons mentionné (TAB. II) le nombre de stations d'échantillonnage (213 au total) des reptiles dans chacun des 17 milieux écologiques, reflétant une couverture adéquate de l'ensemble du massif. Le tableau III rapporte la distribution dans les 17 milieux écologiques des 41 taxons dont la présence est confirmée dans le massif de l'Aurès et illustre l'amplitude écologique de chacun d'eux ainsi que la biodiversité en reptiles de chaque milieu.

Les affinités du peuplement en lézards des 17 milieux écologiques ont été calculées à l'aide du coefficient de ressemblance faunistique de DUELLMAN (I.R. = $2c.\ (a + b)^{-1}$, avec c = nombre d'espèces communes aux deux milieux

Source : MNHN

Tableau III.– Distribution des 41 taxons de reptiles dans les 17 milieux écologiques de l'Aurès. Légendes : a. habitat = amplitude d'habitat, M = méditerranéenne ; S = saharienne ; T = tropicale.

Distribution of the 41 reptile taxa in the 17 ecological habitats in the Aurès massif, habitat range and biogeographical origin.

ESPÈCES	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8	E9	E10	E11	E12	E13	E14	E15	E16	E17	a. habitat	Origine
Podarcis hispanica	●	●	●	●	●	●	●		●	●								9	M
Psammodromus algirus		●	●	●	●	●	●	●	●			●						9	M
Lacerta lepida		●			●	●	●	●		●	●	●						8	M
Ophisops occidentalis		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●				13	M
Coronella girondica			●															1	M
Acanthodactylus erythrurus			●	●	●	●	●		●	●								7	M
Testudo graeca			●			●	●	●				●						5	M
Malpolon monspessulanus			●		●		●	●			●	●						6	M
Mesalina olivieri			●	●	●	●	●	●	●	●		●				●	●	11	S
Psammodromus blanci				●	●													2	M
Coluber hippocrepis				●		●	●	●		●	●							6	M
Chalcides o. tiligugu				●	●		●			●			●					5	M
Tarentola mauritanica				●		●	●	●	●	●	●	●	●	●				10	M
Ophisops elegans				●	●	●	●		●	●	●		●	●	●			10	M
Natrix maura				●		●	●				●	●		●	●	●		8	M
Chalcides mertensi					●		●											2	M
Chamaeleo chamaeleon						●		●				●		●	●			5	M
Ptyodactylus oudrii						●			●	●	●	●	●	●	●			8	S
Macroprotodon cucullatus							●					●	●					8	M
Mauremys leprosa							●								●	●		3	M
Acanthodactylus m. bedriagai											●	●						2	M
A. blanci												●						1	M
Mesalina guttulata														●	●			2	S
Uromastyx acanthinura														●	●			2	S
Tarentola deserti														●	●	●		3	S
Tropiocolotes tripolitanus														●	●	●		3	S
Psammophis schokari														●		●		2	S
Naja haje															●	●		2	T
Trapelus mutabilis															●	●	●	3	S
Acanthodactylus boskianus															●	●	●	3	S
A. m. maculatus																●		1	S
Stenodactylus sthenodactylus																●		1	S
Chalcides o. subtypicus																●		1	S
Coluber algirus																●		1	S
Malpolon moilensis																●		1	S
Echis leucogaster																●		1	T
Varanus griseus																●	●	2	S
Acanthodactylus dumerili																	●	1	S
A. scutellatus																	●	1	S
Sphenops boulengeri																	●	1	S
Cerastes cerastes																	●	1	S
BIODIVERSITÉ	**1**	**4**	**8**	**11**	**11**	**13**	**16**	**9**	**8**	**10**	**9**	**13**	**6**	**11**	**12**	**16**	**8**		

Source : MNHN

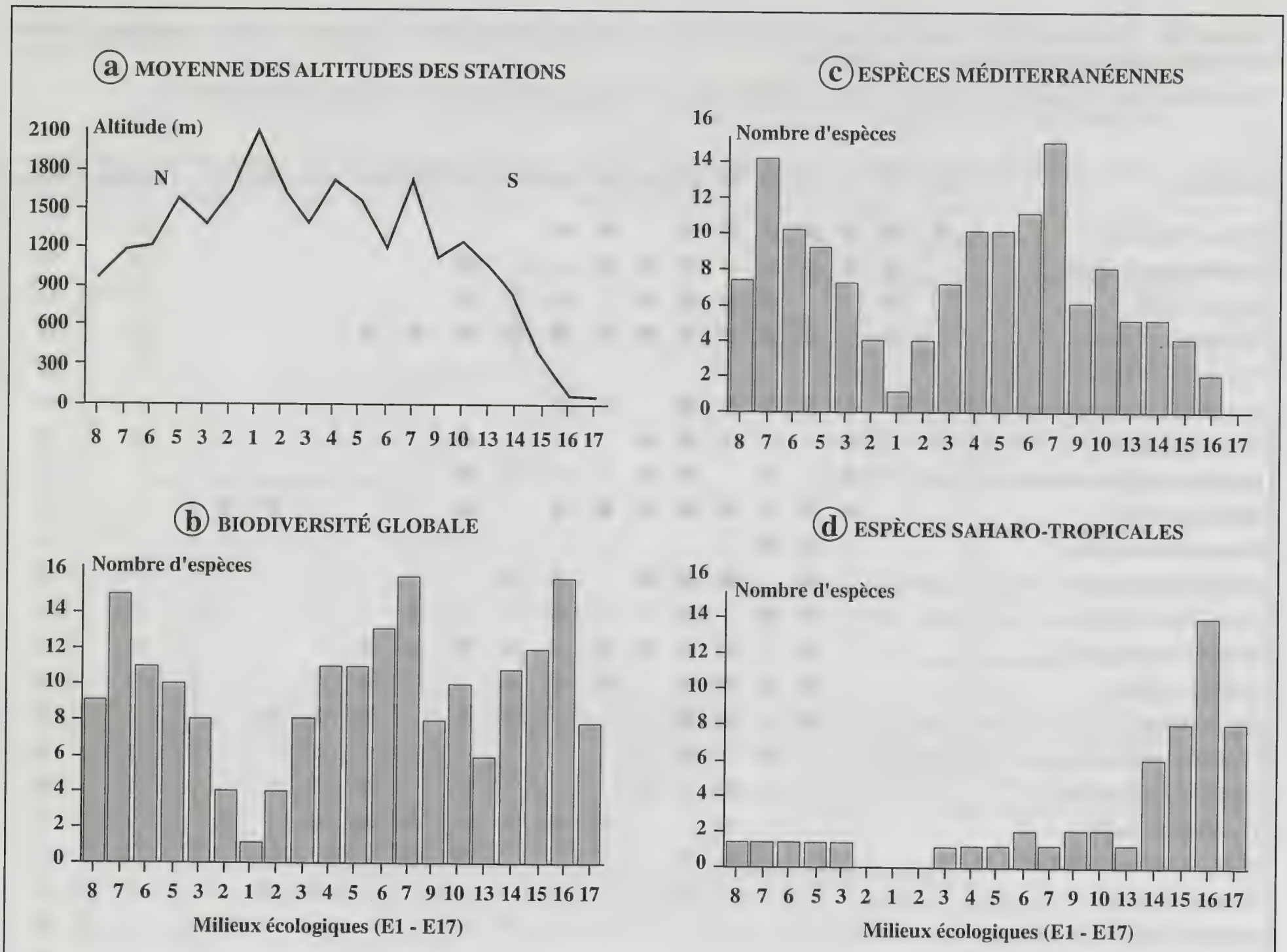


FIG. 3.– Variation de la biodiversité en reptiles le long d'un transect nord-sud du massif de l'Aurès. *Variation of reptiles biodiversity along a north-south transect in the Aurès massif.*
a = Altitude moyenne des stations d'échantillonnage. *Mean altitude of the field sampling stations ;* b = Biodiversité totale des milieux écologiques. *Total biodiversity of the 17 ecological habitats.* c = Richesse spécifique en espèces méditerranéennes. *Species diversity of Mediterranean species ;* d = Richesse spécifique en espèces Saharo-tropicales. *Species diversity of Saharo-tropical species.*

de richesses spécifiques a et b). Leur échantillonnage nettement moins aléatoire que celui des autres reptiles rend les résultats plus significatifs (FIG. 2).

Le dendrogramme obtenu sépare les milieux steppiques E15 à E17 de l'aride moyen et inférieur sur le piémont sud, à espèces majoritairement sahariennes et tropicales. Les milieux E1 à E14 comportent presque exclusivement des espèces méditerranéennes. Le milieu E1 (cédraie pure et pelouse alpine) est nettement individualisé mais la faiblesse de son peuplement rend cette coupure bien moins significative que la précédente. On observe ensuite une disjonction nette entre la junipéraie et le complexe regroupant cédraie, iliçaie, thuriféraie et pinèdes.

ANALYSE DE LA DISTRIBUTION DES REPTILES DANS L'AURÈS

L'objectif de cette analyse est de distinguer les contributions relatives, d'une part, des facteurs environnementaux : incidences de l'altitude sur les facteurs environnementaux notamment température et pluviométrie, et du type ainsi que de l'état du couvert végétal et, d'autre part, des facteurs d'ordre historique : origines biogéographiques méditerranéennes ou Saharo-tropicale des espèces dont la sensibilité vis-à-vis des facteurs écologiques est largement différente.

L'interprétation des données rassemblées est rendue délicate à cause des inégalités des aires et de la fragmentation ainsi que du nombre de stations d'échantillonnage de chacun des milieux écologiques. Malgré ces réserves, la distribution des communautés herpétologiques peut être

Source : MNHN

analysée en termes de composition spécifique qui permet de préciser les affinités entre les 17 milieux écologiques et de richesse spécifique qui permet d'évaluer les facteurs de variations de la biodiversité dans le massif.

La succession des milieux écologiques est située sur un transect nord-sud passant par le djebel Chelia (FIG. 3-a) à l'exception de ceux des deux hautes vallées latérales des oueds el Haï (E11) et el Arab (E12) que nous avons individualisés sur des critères géomorphologiques mais qui ne possèdent pas de type particulier de végétation.

Rôle des facteurs écologiques

Incidence de l'altitude.– Le long d'un gradient altitudinal positif les reptiles sont sensibles à la réduction de la température moyenne évaluée à 0,55 °C par 100 m (LE HOUÉROU, 1995b) (voir TAB. I), et à l'augmentation de la pluviométrie : environ 20 % par 100 m (LE HOUÉROU *et al.*, 1975) (voir TAB. II).

L'altitude entraîne une diminution marquée, aussi bien sur le versant nord que le versant sud (FIG. 3-b), de la biodiversité des communautés bien que celles-ci soient d'origine biogéographique donc de composition taxonomique, différentes. Des altitudes comparables sur les versants nord et sud correspondent à des pluviométries assez proches (un peu plus faibles sur le versant sud). Il est donc probable que température et pluviométrie agissent de façon synergique sur la biodiversité en reptiles, expression des exigences thermiques et d'ensoleillement élevées pour la majorité des espèces représentées. Les différences dans la richesse spécifique des milieux écologiques correspondants sont corrélatives des compositions spécifiques des communautés, donc de leurs origines biogéographiques et des modalités de la mise en place du peuplement.

Incidence du couvert végétal.– Nous avons vu que l'examen du dendrogramme d'affinités (voir FIG. 2) des milieux écologiques met clairement en évidence l'incidence des ensembles phytoécologiques dans la répartition des espèces de reptiles. Ce résultat corrobore le rôle intégrateur des facteurs environnementaux joué par la végétation.

Les formations dégradées hébergent dans tous les cas une communauté herpétologique proche de celle qui

TABLEAU IV.– Affinités biogéographiques et composition taxonomique des 17 communautés herpétologiques dans l'Aurès. Méd = méditerranéennes ; Sah = sahariennes ; Tro = tropicales ; Sau = sauriens ; Oph = ophidiens ; Ché = chéloniens.

Biogeographical affinities and taxonomic composition of the 17 herpetological communities in the Aurès massif.

Milieux	Biodiversité	Affinités biogéographiques				Composition taxonomique			
		Méd	Sah	Tro	Méd Sah+Tro	Sau	Oph	Ché	Oph Sau
E1	1	1	0	0	∞	1	0	0	0
E2	4	4	0	0	∞	4	0	0	0
E3	8	7	1	0	7	5	2	1	0,4
E4	11	10	1	0	10	9	2	0	0,22
E5	11	10	1	0	10	10	1	0	0,1
E6	13	11	2	0	5,5	10	2	1	0,2
E7	16	15	1	0	15	10	4	2	0,4
E8	9	8	1	0	8	6	2	1	0,33
E9	8	6	2	0	3	8	0	0	0
E10	10	8	2	0	4	9	1	0	0,11
E11	9	8	1	0	8	6	3	0	0,5
E12	13	11	2	0	5,5	9	3	1	0,33
E13	6	5	1	0	5	5	1	0	0,2
E14	11	5	6	0	0,83	9	2	0	0,22
E15	12	4	7	1	0,5	9	2	1	0,22
E16	16	2	12	2	0,14	9	6	1	0,66
E17	8	0	8	0	0	7	1	0	0,14
Aurès	**41**	**20**	**19**	**2**	**0,95**	**28**	**11**	**2**	**0,39**

Source : MNHN

peuple les formations naturelles dont elles dérivent; on notera que le dendrogramme permet de situer les formations végétales des hautes vallées latérales des oueds el Haï et el Arab rapprochées respectivement de la steppe de dégradation de la pinède à genévrier de Phénicie et de la junipéraie de Phénicie ainsi que de sa steppe de dégradation.

La composition taxonomique des communautés de reptiles n'est pas seule affectée par le milieu phytoécologique. Les milieux dégradés sont toujours plus riches en espèces que les formations naturelles dont elles dérivent. Ce résultat peut être mis en relation avec le caractère héliophile des reptiles diurnes composant l'essentiel de l'herpétofaune de l'Aurès. Les deux milieux les plus riches, avec 16 espèces de reptiles : E7 (steppe de dégradation de la pinède à chêne vert) et E16 (steppe xérophytique sur regs argileux indurés du piémont sud) bien que nettement différentes par leurs altitudes et leurs pluviométries (voir TAB. II) sont des milieux ouverts.

Concernant l'organisation du peuplement, il est intéressant de constater que, sauf pour les milieux contraignants (pelouse alpine et cédraies notamment), la biodiversité des communautés de sauriens (TAB. IV) est remarquablement constante : plus de la moitié d'entre elles (9) comptent 9 à 10 espèces de sauriens. Le nombre d'ophidiens est toujours inférieur à celui des sauriens. Leur rareté, en raison de leur rang plus élevé dans les chaînes trophiques, rend leur observation plus aléatoire, et nos données plus incertaines. Le nombre d'espèces de serpents varie de façon largement indépendante des conditions environnementales et du nombre de lézards présents dans la communauté.

Rôle des facteurs biogéographiques

Les affinités biogéographiques des reptiles du massif de l'Aurès s'établissent pour moitié avec la région méditerranéenne (20 espèces) et la région saharienne (19 espèces); on confond souvent avec ces dernières les 2 espèces tropicales qui peuplent une mince frange périsaharienne sur le pourtour nord du désert (qui concerne le piémont sud de l'Aurès) mais aussi de vastes steppes et savanes sahéliennes ou sahélo-soudaniennes au sud du Sahara.

La répartition des espèces selon leur origine biogéographique (FIG. 3c et d; TAB. IV) est fondamentalement différente :

- au plan géographique : sur le versant nord, une seule espèce saharienne, *Mesalina olivieri,* est présente tandis que sur le versant sud de nombreuses espèces méditerranéennes se sont implantées à l'exception des placages de sables vifs, le seul milieu écologique où elles sont absentes.

- au plan écologique : l'amplitude d'habitat des espèces méditerranéennes est considérablement plus large (6 milieux écologiques en moyenne pour les 20 espèces) que chez les espèces Saharo-tropicales (2,4 en moyenne); pour 19 d'entre elles, l'amplitude d'habitat se limite à 1 (10 espèces), 2 (5 espèces) ou 3 (4 espèces) milieux écologiques (moyenne 1,7 pour ces 19 espèces). La tendance à la réduction de l'amplitude d'habitat est d'autant plus marquée que les habitats de basse altitude du versant sud sont concernés.

CONCLUSIONS

De l'ensemble du Maghreb et probablement d'Afrique, l'Aurès est, à notre connaissance, le massif dont la distribution de son herpétofaune est maintenant connue avec le plus de précision. Nos possibilités de comparaison se trouvent de ce fait, limitées.

La végétation en raison de son rôle intégrateur des facteurs du milieu notamment climatiques (thermiques et pluviométriques) s'avère un facteur explicatif important de la diversité spécifique des communautés herpétologiques. Animaux hétérothermes, les reptiles sont très sensibles aux disponibilités thermiques, d'où leur héliophilie fréquente et leurs préférences pour les milieux ouverts lorsque la température ambiante moyenne est trop faible.

Cependant, des facteurs écologiques identiques ont une influence variable selon les adaptations des espèces sur lesquelles ils s'exercent. L'analyse des compositions spécifiques des communautés de reptiles démontre l'importance heuristique de l'origine biogéographique de leurs composants.

La position géographique du massif de l'Aurès jouant le rôle de barrière, plus ou moins transgressible suivant l'origine méditerranéenne ou Saharo-tropicale des faunes herpétologiques, s'est donc révélée particulièrement favorable à l'analyse des rôles respectifs des facteurs écologiques et historiques c'est-à-dire biogéographiques.

REMERCIEMENTS

Nous assurons Henri-Noël LE HOUÉROU de toute notre gratitude pour les informations qu'il a prodiguées et la documentation qu'il a mise à notre disposition ainsi que pour ses conseils et la relecture critique du manuscrit. Nos remerciements s'adressent aussi à Robert QUISSAC et Martine FEUGRAY pour leurs contributions respectives à l'illustration et à la saisie de l'article.

BIBLIOGRAPHIE

ABDESSEMED, K., 1981a.– *Le Cèdre de l'Atlas* (Cedrus atlantica) *dans les massifs de l'Aurès et du Belezma.* Thèse de Doctorat Ingénieur, Université d'Aix-Marseille : 199 p.

ABDESSEMED, K., 1981b.– Le cèdre dans l'Aurès : répartition,

Source : MNHN

description et problèmes. *1er Colloque national de Biologie, Alger* : 1-12.

ABDESSEMED, K., 1984.– Les problèmes de la dégradation des formations végétales dans l'Aurès (Algérie). *Forêt méditerranéenne,* 6 : 19-26.

BALLAIS, J.-L., 1981.– *Recherches géomorphologiques dans les Aurès.* Thèse de Doctorat d'État, Université de Paris 1 : 347-363.

CHAUMONT, M. & PAQUIN, C., 1975.– Carte pluviométrique de l'Algérie au 1/500000e. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord,* publ. spéc. : 1-24.

EMBERGER, L., 1955.– Une classification biogéographique des climats. *Rec. Trav. Lab. Bot. Géol. Zool. Fac. Sci.*, Montpellier (Bot.), 7 : 3-43.

GAUSSEN, H. & BAGNOULS, F., 1954.– *Carte des précipitations de l'Algérie au 1/500000e*. Service Hydraulique du Ministère des Travaux Publics, Alger et Faculté des Sciences de Toulouse : 4 feuilles.

LE HOUEROU, H.N., 1969.– La végétation de la Tunisie steppique (avec références aux végétations analogues d'Algérie, de Libye et du Maroc). *Ann. Inst. nat. Rech. agron. Tunisie,* 42 : 1-624 (1 carte couleur 1/500000).

LE HOUEROU, H.N., 1986.– The desert and arid zones in Northern Africa. In : EVENARI, M., NOY-MEIR, I. & GOODALL, D.W. (eds), Hot deserts and arid shrublands. Elsevier Science Publ., Amsterdam. *Ecosystems of the world* 12 B (4) : 101-147.

LE HOUEROU, H.N., 1995a.– Bioclimatologie et biogéographie des steppes arides du Nord de l'Afrique. *Options méditerranéennes,* (B), 10 : 1- 396.

LE HOUEROU, H.N., 1995b.– Considérations biogéographiques sur les steppes arides du nord de l'Afrique. *Sécheresse,* 6 : 167-182.

LE HOUEROU, H.N., CLAUDIN, J., HAYWOOD, M., & DONADIEU, P., 1975.– *Étude phytoécologique du Hodna (Algérie)*, Rapp. tech. n° 3 FAO, Rome AGS : DP/ALG/66/509, 154 p. ; carte couleur : 3 feuilles 1/200000e.

LE HOUEROU, H.N., CLAUDIN, J. & POUGET, M., 1977.– Étude bioclimatique des steppes algériennes. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord,* 68 : 33-74, 2 cartes.

SCHOENENBERGER, A., 1970.– Projet Algérie 15. Aménagement et Développement Forestiers. Etude du couvert forestier de l'Aurès Oriental : 1-42 ; (Catalogue des espèces vasculaires : 1-29 ; Inventaire des espèces pastorales : 1-9. Rapport dactylographié, Constantine).

SCHOENENBERGER, A., 1972a.– Présentation géobotanique des Aurès. *Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc,* 52 : 68-77.

SCHOENENBERGER, A., 1972b.– Contribution à l'étude de l'avifaune estivale des massifs du Chelia et des Beni-Imloul, Algérie. *Alauda,* 40 : 23-36.

SWINDEREN, H. van, 1973.– *Développement et aménagement forestiers en Algérie.* Rapp. final FAO, Rome 73. FO : SF/ALG/68/515 : 29 p.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Reptiles have been surveyed all over the Aurès massif in Algeria (213 field stations). We have sampled or observed 41 taxa in 39 species, two of them with two subspecies each one, including 2 turtles, 28 lizards and 11 snakes. Their taxonomic list is provided in the table III. The geographic distribution of these 41 taxa is checked against 17 ecological habitats differing in edaphic, topographic, bioclimatic and phytogeographic environmental characteristics.

According to Ballais (1981), the climate is the main ecological factor in the Aurès area: annual rainfall ranges from 800 mm on the tops (altitude 2000-2300 m) to less than 200 mm on the southern piedmont (altitude 0-100 m); the mean minimum temperature of the coldest month "m" ranges from -7°C to +7°C in the same places; Emberger's bioclimatic zones range from the upper subhumid to the lower arid.

Closely related to bioclimatic stages, 10 vegetation seres have been described in the Aurès massif by SCHOENENBERGER (1970; 1972a) and LE HOUÉROU *et al.* (1975: 18-51 and eastern sheet of the color map of the Hodna Basin vegetation, 1/200.000), namely:

- high mountain pulvinate steppe of cushion-like spiny xerophytes, restricted to the top of the djebel Chelia between 2200 and 2328 m, made of Poaceae (*Festuca, Phleum, Avena, Koeleria*) with scattered shrubs of *Cytisus, Genista, Bupleurum*…;
- *Cedrus atlantica libanotica* pure forest, on some small high and rainy spots.
- *Cedrus atlantica libanotica* and *Quercus ilex* mixed forest, with *Juniperus oxycedrus*, under 2000 m, in cool and humid stations.
- *Quercus ilex* pure forest, almost restricted to northern face of the massif, often in association with *Fraxinus xanthoxyloides*, at the limit between lower subhumid and upper semi-arid bioclimates.
- *Juniperus thurifera* scrubland steppe, in dry, upper part of southern slopes, between 1650 and 1800 m, between lower subhumid and upper semi-arid bioclimates.
- *Pinus halepensis* and *Quercus ilex* mixed forest, in the semi-arid bioclimate, providing a 20-25 m high woodland in the Beni-Imloul djebel, with *Rosmarinus, Genista* and *Cistus* understory shrubs.
- *Pinus halepensis* and *Juniperus phoenicea* mixed forest, providing large tracts of *Stipa tenacissima* degradation steppes mainly on the northern piedmont.
- *Juniperus phoenicea* open woodland, on the southern versant between 900-1000 m, with xerophyte vegetation such as *Astragalus armatus numidicus, Anabasis oropediorum, Salsola vermiculata villosa, Pistacia*…
- *Rhus tripartita* and *Ziziphus lotus* steppe, on the southern foot-hills, in mid-arid bioclimate, with most of the shrubs and palm-trees along the wadis.
- Dry steppe, on the southern piedmont with scattered shrubby Saharan vegetation in mid and lower arid bioclimates.

To these ten vegetation seres have been added the degraded formations of five of them and the upper parts of the two low (1200 m) side-valleys of the el Haï and el Arab wadis. We have also contrasted the two edaphic habitats of the southern dry piedmont steppe: hard clay soils and loose sand superficial deposits.

The 17 ecological habitats thus identified are significatively different for reptile natural history. They have been mapped (FIG. 1) and our 213 field sample stations related to them (TAB. II).

The dendrogram of similarity based on the Duellman's faunistical resemblance coefficient between saurian communities clearly contrasts the lowland, mid and low arid, southern steppe ecological habitats (E15-E17) and all others (E1-E14). The next clusters make apart (1) alpine meadows and cedrus forests (E1) on the highest tops; (2) Phenician juniper formations.

Reptile communities biodiversity in the 17 ecological habitats is explained by ecological factors binded to altitude and vegetation cover. Decrease of the temperature and increase of rainfall with altitude co-operate for a strong decrease of the reptilian communities

Source : MNHN

biodiversity. Furthermore, open steppic degraded formations are in any case richest than closed natural ones. Most of reptiles species, indeed, prefer hot and sunny places.

With 16 reptile taxa each, the two richest habitats (E7: degraded steppe of *Pinus* and *Quercus* mixed forest; E16: dry steppe on hard clay soils) are open formations, notwithstanding large differences in their altitudes and rainfall level).

Most of the reptile communities consist of 9 to 10 lizard species, and of a smaller number of snake species; the variability of the number of snakes in the ecological communities is mainly a bias due to their relative rarity and therefore to the chance in their observation or sampling.

Reptile communities specific composition is related to their biogeographic origin: 20 species from the northern Mediterranean versant and 21 from the southern versant among which 19 are of Saharan and 2 are of tropical origins.

Only one Saharan species (*Mesalina olivieri*) occurs on the northern slope of the massif, whereas several Mediterranean species are dwellers on the southern slope, in all habitats excepted the loose sand deposits (see FIG. 3 c-d).

Biogeographic origin of reptiles species furthermore contrasts with their ecological amplitude: a mean of 6 ecological habitats for the 20 Mediterranean species and only 2,4 for the 21 Saharo-tropical ones, half of them being restricted to only one habitat.

In conclusion, the prominent part of the vegetation cover nature and type for reptilian communities biodiversity and composition is underlined.

Source : MNHN

Écologie, t. 28 (4) 1997 : 293-306

ANALYSE COMPARATIVE DE QUELQUES ASPECTS DE LA DYNAMIQUE ET DU FONCTIONNEMENT DES LANDES À ÉRICACÉES EN FONCTION DE L'ALTITUDE (FRANCE)*

Bernard DOCHE[1], André PORNON[2] & Nathalie ESCARAVAGE[1]

[1]Laboratoire de "Biologie des populations d'altitude", UMR CNRS n° 55 53, Centre de Biologie Alpine, Université Joseph Fourier, B.P. 53 - F 38041. Grenoble Cedex 09 e.mail : bernard.doche@ujf-grenoble.fr
[2]Laboratoire d'Écologie terrestre, UNR CNRS n° 5552, Université Paul Sabatier, F-31062 Toulouse Cedex 04

SUMMARY
(review paper)

COMPARISON OF DIFFERENT ASPECTS OF THE DYNAMICS AND FUNCTIONING OF HEATHLANDS ACCORDING TO ALTITUDE (FRANCE).
Heathlands are considered as intermediate plant communities located between barren grasslands with low nutrient and acidophilous forests. These unproductive ecosystems are therefore of great scientific interest.
Structural and dynamic convergences characterize the development, the space monopolization and the colonization resistance of these ericaceous populations, from the atlantic up to the subalpine level, in France.
These similarities are mainly dependent on the morphology, biology and ecology of the structuring species (i.e. height and compactness of plants, ability to layer and generate stump shoots after perturbation, heliophilous character, Nutrient Use Efficiency, etc.). The structure, dynamics and functioning of these expanding heathlands are diversified under the environmental constraints of the subalpine level, especially above 1600 m. Specificities are then related to the colonization potential of ericaceous species (according to the elevation gradient, to the exposure and to the environmental micro-heterogeneity). The rates and directions of clone developments (linked to the climatic constraints and the slope) and an existing spatial continum in the distribution of these heathlands, in opposition to the distribution of heathlands at low elevations.

KEY WORDS : Heathland - Ericaceae - Population - Plain - Mountain - Functioning - Dynamics.

RÉSUMÉ
(travail de synthèse)

Les landes à Ericacées constituent, quelle que soit leur position biogéographique, des communautés végétales intergrades entre les pelouses pauvres en nutriments et les stades forestiers acidiphiles. Ces écosystèmes, souvent mal considérés car improductifs pour l'homme, sont cependant d'un grand intérêt écologique, biocénotique et paysager.
En France, de l'étage atlantique à l'étage subalpin, des convergences structurales et dynamiques caractérisent le développement, la monopolisation de l'espace puis la résistance à la colonisation de ces populations d'Ericacées ; ces similitudes sont principalement liées à la morphologie, à la biologie et à l'écologie des espèces structurantes (taille et compacité des plants, capacités à rejeter de souche et à marcotter, caractère héliophile, etc.). En montagne, principalement au-dessus de 1600 m d'altitude (étage subalpin), les contraintes du milieu abiotique diversifient la structure, la dynamique et le fonctionnement de ces landes en pleine expansion ; les spécificités concernent alors les potentialités de colonisation des Ericacées (en fonction du gradient altitudinal, de l'exposition et de la micro-hétérogénéité du terrain), les vitesses et le sens de progression des clones (liés aux contraintes climatiques et à la pente) et, contrairement aux secteurs de basses altitudes, l'existence d'une continuité dans la distribution spatiale de ces landes de montagne.

MOTS CLÉS : Landes - Ericacées - Population - Plaine - Montagne - Fonctionnement - Dynamique.

* Manuscrit reçu le 27 juin 1997 ; version révisée acceptée pour publication le 1er décembre 1997.

Source : MNHN

INTRODUCTION

Les landes sont des formations végétales dominées par une ou plusieurs espèces de type chaméphytique et/ou nanophanérophytique à feuilles le plus souvent persistantes ; sur sols acides et pauvres en éléments biogènes, ces ligneux bas s'implantent, structurent une communauté et peuvent même monopoliser l'espace par un fort recouvrement et une biomasse compactée en hauteur sur quelques décimètres, gênant ainsi la recolonisation forestière. Cette définition qui correspond à celle de GIMINGHAM (1972) et TOUFFET (1982) souligne plus particulièrement l'aspect structurant et dominateur des populations de ligneux bas.

La composition floristique de ces landes est dépendante de leur position géographique (altitude, influence climatique, type de roche mère et de sol), du degré de fermeture et du temps de présence de la strate ligneuse basse sur la parcelle. Les Fabacées nanophanérophytiques (*Ulex europaeus, Cytisus scoparius*, etc.) tendent à coloniser les anciens terrains labourés (friches) ainsi que les pelouses mésotrophes (sols acidoclines à neutres) ; d'autres comme *Cytisus purgans*, *C. sessilifolius, Coronilla emerus* sont des espèces plus rupicoles. Les Ericacées chaméphytiques (genres *Erica, Calluna*, *Vaccinium* etc.) se développent préférentiellement aux dépens des pelouses oligotrophes pauvres en nutriments, résultant du déclin d'une activité pastorale souvent extensive avec mauvaise restitution des fertilisations organiques naturelles (sols acidoclines à acides).

A basse altitude, ces systèmes qui ont en superficie une faible représentativité (friches exclues) sont souvent bien étudiés sur le plan floristique, structural et fonctionnement ; c'est le cas des landes de Bretagne qui couvrent moins de 5 % du territoire (GLOAGUEN, 1984 - ROZÉ, 1986 - CLÉMENT, 1987) et plus généralement, en Europe, de celles soumises à l'influence du climat atlantique (BARCLAY-ESTRUP, 1970 - GIMINGHAM, 1972, 1978 - MILES, 1981 - WELCH, 1984, 1985 - AERTS & HEIL, 1993) ou à tendance continentale (MULLER, 1986). Les communautés végétales de même type sous climat méditerranéen (maquis) ont aussi fait l'objet de nombreux travaux (AUBERT, 1975 - TOMASELLI, 1976 - DI CASTRI, 1981 - MESLEARD, 1987). Il n'en est pas de même en montagne où malgré leur importance actuelle et à venir, ces landes restent souvent méconnues sur le plan dynamique et fonctionnement, si l'on excepte les travaux de BAUDIERE (1970), DOCHE (1986), COQUILLARD (1993) sur les Callunaies du Massif Central, ceux de PORNON (1994) et ESCARAVAGE (1997) sur les Rhodoraies et ceux de MAUBON (1993) sur les Vacciniaies des Alpes du Nord ; les caractéristiques floristiques, écologiques et biogéographiques de ces landes sont par contre déjà bien étudiées (principales références : CARBIENER, 1966 - BAUDIERE, 1972 - RICHARD & PAUTOU, 1982 - DUPIAS, 1985 - OZENDA, 1985 - THEBAUD, 1988 - COQUILLARD *et al.*, 1994). Ce relatif manque d'intérêt pour l'étude de la dynamique et du fonctionnement des landes de montagne (en rapport avec leur étendue) peut s'expliquer par leur absence de productivité économique (peu de travaux réalisés par les agronomes et les forestiers), par leur statut dynamique soulignant l'existence de terrains pauvres en nutriments dans des régions à fort exode rural ; de plus, l'extrême complexité du milieu montagnard ne permet pas une compréhension aisée du fonctionnement des écosystèmes.

Cet article est destiné à souligner quelques affinités et spécificités des landes à Ericacées (Callunaies, Rhodoraies, Vacciniaies, landes à *Erica* sp), principalement en France, dans différentes situations géographiques allant des zones atlantiques aux secteurs de montagnes à potentialités forestières ; le maquis méditerranéen n'est pas pris en compte suite à la spécificité du climat. Les comparaisons sont limitées à quelques aspects concernant la dynamique et le fonctionnement des populations d'Ericacées de type monopoliste (processus et vitesses de développement en fonction des contraintes, évolution de la résistance à la colonisation au cours de la vie des individus).

PRINCIPALES AFFINITÉS ENTRE LANDES À ERICACÉES DE PLAINE ET DE MONTAGNE

En plaine, chaque région bioclimatique se caractérise par des ligneux bas capables de structurer l'espace en fonction des caractéristiques pédologiques (principalement hydriques). Sous influence atlantique, *Erica cinerea, E. ciliaris*, *E. tetralix* (landes sèches, mésophiles et humides) s'associent à divers ajoncs (*Ulex europaeus, U. gallii, Ulex minor)* pour fermer les milieux. En région méditerranéenne, *Erica scoparia, E. arborea, Arbutus unedo* dominent dans le maquis, formation végétale de même signification dynamique que les systèmes landes.

En montagne, plusieurs espèces (*Vaccinium myrtillus, V. uliginosum, V. vitis idaea, Arctostaphylos uva-ursi*) ont leur optimum de développement dans les étages montagnard et subalpin ; seul *Rhododendron ferrugineum* est une nanophanérophyte strictement subalpine ayant de fortes potentialités entre 1700 et 2000 m. sur les ubacs acidiphiles des Pyrénées et des Alpes externes du Nord.

Les conditions climatiques limitent la répartition géographique des espèces d'Ericacées structurantes ; rares sont celles qui, comme *Calluna vulgaris,* ont une large amplitude écologique. Ce ligneux bas acidiphile est présent de l'étage atlantique à l'étage subalpin mais ses capacités à monopoliser l'espace s'amenuisent au-dessus de 1400 m d'altitude ; elles sont par contre optimales dans l'étage montagnard humide sur sol filtrant. En climat méditerranéen, cette Ericacée devient très ponctuelle alors

Source : MNHN

que sous influence atlantique, elle se retrouve dans les principaux types de landes quel que soit le régime hydrique des sols ; elle est alors en compétition avec d'autres *Erica* et *Ulex,* ce qui ne lui permet pas d'exercer une forte domination sauf en s'associant à d'autres ligneux bas (CLÉMENT, 1987).

Vaccinium myrtillus présente aussi une amplitude écologique importante mais plus réduite que la Callune ; dispersée en plaine dans le nord de la France (souvent en forêt), elle est absente à basse altitude sur le territoire français situé au sud de la Loire. Cette Ericacée trouve son optimum de développement entre 1000 et 2200 m. d'altitude, dans les pelouses acidiphiles abandonnées et dans des forêts de résineux de toutes les montagnes françaises, quelque soit leur influence climatique.

Malgré cette diversité spécifique, des affinités entre landes à Ericacées de plaine et de montagne existent ; elles concernent les processus d'installation des populations, leurs capacités à monopoliser l'espace et à résister plus ou moins longtemps à l'envahissement par d'autres ligneux.

Régression de la fertilité et dynamique des Ericacées

L'installation des premières générations de ligneux bas se fait très progressivement (plusieurs dizaines d'années), consécutivement à un appauvrissement des sols en éléments nutritifs. Ces terrains sur roches cristallines ou sédimentaires siliceuses (secteurs de plaine et de montagne soumis aux influences atlantiques, méditerranéennes ou à tendance continentale), plus rarement sur calcaires (uniquement en montagne au-dessus de 1 500 m) sont d'accès difficiles et le plus souvent en marge de la Surface Agricole Utilisée (S.A.U.).

Des affinités d'ordre fonctionnel caractérisent les Ericacées qui expriment des potentialités pour de tels milieux pauvres en nutriments ; des spécificités biologiques comme la morphologie et la durée de vie des individus, la sempervirence, la clonalité, leur système mycorhizien et leur meilleure croissance sur substrat où domine la forme ammonium (TOWNSEND, 1970) les rendent plus aptes à survivre et à tolérer les contraintes édaphiques et trophiques. Le dépôt naturel d'engrais organique lié au pâturage provoque la régression de ces plantes (cas de *Calluna vulgaris,* WELCH, 1984, 1985) au même titre que l'apport artificiel de nutriments (AERTS & BERENDSE, 1988). Les capacités de régénération végétative des plants de *Calluna vulgaris* diminue aussi avec la fertilisation (BERDOWSKI & SIEPEL, 1988).

Avec le temps, les pratiques pastorales se transforment : en l'absence d'une conduite rationnelle du troupeau, l'apport de fertilisation organique (par épandage ou pâturage régulier) devient déséquilibré, régresse ; les sites de regroupement du bétail (lieux de repos, d'abreuvement) concentrent la fertilisation organique aux dépens des autres surfaces en herbe. Une désaffection chronique de ces pelouses à faible productivité accompagne ces transformations. Leur abandon permet une prolifération rapide des ligneux bas jusqu'alors confinés dans des refuges (autour de blocs erratiques, de pierriers, de secteurs à forte déclivité) ou déjà implantés pendant ce processus d'appauvrissement du milieu, principale cause de régression pastorale.

En France, de tels scénarios de déprise caractérisent aussi bien le domaine atlantique de plaine (landes de Bretagne : GLOAGUEN, 1984 - ROZÉ, 1986 - CLÉMENT, 1987) que celui de montagne (landes du Massif Central : KERGUELEN, 1970 - BAUDIERE, 1970 - LOISEAU & MERLE, 1981 - DOCHE, 1986 - THEBAUD, 1988 - COQUILLARD, 1993). Il en est de même dans les secteurs siliceux à tendance continentale, aussi bien à basse altitude (MULLER, 1986 pour les Vosges du Nord) que dans les étages montagnard et subalpin (CARBIENER, 1966 pour les hautes Vosges. FISCHESSER, 1982 - RICHARD & PAUTOU, 1982 - PORNON, 1994 pour les Alpes cristallines). Dans les préalpes calcaires, vers 2000 m. d'altitude, de tels processus ont été mis en évidence dans des conditions agro-écologiques particulières, sur les replats longtemps enneigés et dans les parties supérieures de versants soumis au lessivage, toutes ces stations étant privées d'amont carbonaté (BORNARD & DUBOST, 1992 et BRAU-NOGUÉ, 1996). Dans le domaine méditerranéen, les surfaces en maquis ont également pris beaucoup d'importance (MESLEARD, 1987). L'utilisation répétée de l'incendie est d'ailleurs une pratique pastorale ancienne permettant de lutter contre l'envahissement permanent des systèmes "landes" et "maquis".

Capacités des Ericacées à structurer des communautés végétales stables, physionomiquement homogènes

Lorsque les conditions climatiques et pédologiques sont optimales pour l'espèce structurante et en l'absence d'espèces colonisatrices compétitives sur le plan dynamique et structural (type biologique dominant), ces Ericacées peuvent édifier des landes fermées ; ces groupements sont en général capables, après incendie, de se régénérer par voie végétative pour la plupart en moins de 10 ans.

Les plants d'Ericacées chaméphytiques qui ont une progression souvent centrifuge structurent, par implantation annuelle de semis (cas d'une première colonisation) et par marcottage, des taches qui confluent avant de s'interpénètrer. Lorsque la population est à maturité, une communauté végétale à faible diversité spécifique occupe l'espace. A l'intérieur d'une même tranche altitudinale, la pauvreté en nutriments, l'acidité des sols et le recouvrement de la strate chaméphytique tendent à homogénéiser la composition floristique de ces landes quelque soit leur position biogéographique. Ces groupements peuvent être physionomiquement stables ; en l'absence de perturbation extérieure, une lente évolution endogène se produit ; elle

Source : MNHN

résulte de l'affaiblissement de la population structurante suite à son vieillissement.

Les landes à *Calluna vulgaris* de Grande Bretagne (BARCLAY-ESTRUP & GIMINGHAM, 1969 - GIMINGHAM, 1978), du district picardo-brabançon de Belgique (HEINEMANN, 1956), du Massif Central montagnard français (BAUDIERE, 1970 - DOCHE, 1990 - COQUILLARD, 1993), de Haute - Ardenne et des Hautes Vosges (DE SLOOVER *et al.*, 1973), des Pyrénées centrales d'adret (METAILIE, 1982) ainsi que les landes à *Erica* sp. de Bretagne (GLOAGUEN, 1984 - CLÉMENT, 1987), celles à *Rhododendron ferrugineum* et même parfois à *Vaccinium* sp. du subalpin des Alpes (DOCHE *et al.*, 1991 - MAUBON, 1993 - PORNON, 1994) ont de telles similitudes dynamiques pour leur implantation, leur développement et leurs capacités à structurer des systèmes physionomiquement stables à l'échelle d'une vie humaine. Les vitesses de première colonisation et de fermeture de ces landes sont très variables, allant de quelques dizaines d'années (landes à *Erica* sp., à *Calluna vulgaris,* à *Vaccinium myrtillus*) à plus de 150 ans (Rhodoraies). Grâce aux rejets de souche, la recolonisation après perturbation (incendie, coupe) est plus rapide (10-15 ans pour les Callunaies) ; pour le Rhododendron, ce type de développement est au contraire très limité.

Développement et maintien d'obstacles mécaniques et biotiques à la colonisation forestière et résistance aux perturbations majeures

L'architecture de chaque plant d'Ericacée chaméphytique, généralement de forme hémisphérique, se caractérise par une forte compacité et une densité de tiges particulièrement élevée au niveau du sol. Pour *Calluna vulgaris*, cet optimum est atteint vers l'âge de 15 ans, puis de 15 à 35 ans, le plant s'étiole dans sa partie centrale (BARCLAY-ESTRUP & GIMINGHAM, 1969). Pour cette même espèce, MACDONALD *et al.* (1995) individualisent des formes de croissance différentes (et de compacité variable) en fonction des perturbations subies par les plants (individus normaux, prostrés, dressés en arbuste, marcottage avec développement localisé des parties aériennes) ; dans les dunes de sable en Suède, les plants de Callune présentent un rajeunissement continu ne permettant pas non plus d'individualiser les stades morphologiques d'évolution (WALLEN, 1980). Cependant, dans la plupart des cas, sans contrainte majeure (piétinement, abroutissement, incendie), la surface occupée par un plant d'Ericacée adulte peut donc être considérée comme résistante à la colonisation par d'autres ligneux. Des processus allélopathiques (composés phytotoxiques) peuvent accroître cette résistance (*Calluna vulgaris* - ROBINSON, 1972 ; *Vaccinium myrtillus*, *Rhododendron ferrugineum* - PELLISSIER, 1994, 1997) mais ces processus ne sont pas généralisables à l'ensemble des espèces d'Ericacées strucurantes.

Suite à l'interpénétration de ces taches, la lande fermée restreint fortement les surfaces facilement colonisables par d'autres ligneux ; en plus, par accroissement et compactage de sa biomasse au niveau du sol (dense lacis de tiges et de marcottes avec accumulation de litière), elle acquiert sa résistance mécanique à la colonisation ; au sein de la communauté végétale, de tels processus s'apparentent au concept de protoclimax de BAUDIERE (1970) et au modèle d'inhibition de CONNELL & SLATYER (1977). Ainsi, dans une Callunaie haute de 40 cm et fermée depuis 30 ans (étage montagnard, Massif Central), 75 % de la phytomasse épigée (29,8 t. MS/ha) sont compactés sur les 20 premiers centimètres. Dans une Rhodoraie fermée depuis plus de 50 ans, haute de 80 cm (étage subalpin, Alpes du Nord), 28 % (18 t./ha) se trouvent dans les 15 premiers centimètres au-dessus du sol (DOCHE *et al.,* 1991). Parallèlement à cette résistance mécanique et à la compétition pour l'eau et les nutriments, sous la strate ligneuse basse, les conditions microclimatiques deviennent défavorables à la germination de l'espèce structurante, principalement dans les landes ayant atteint leur optimum de dévéloppement ; il faut cependant noter que dans de jeunes Callunaies en Hollande (respectivement 3 et 7 ans), BRUGGINK (1993) a dénombré respectivement 1410 et 1480 germinations de Callune par mètre-carré, l'humidité du sol semblant être le facteur clé pour l'émergence de ces semis. Dans les landes à Ericacées bien développées, le développement d'espèces héliophiles et même sciaphiles (forte interception de la lumière par la canopée, hygrométrie élevée, épaisse litière, pH acide) est aussi fortement inhibé ; seules quelques espèces dominées subsistent à l'état dispersé dans les Callunaies (FIG. 1) et autres landes fermées.

Un type de résistance complémentaire est lié à la richesse en composés complexes (polyphénols) des litières d'Ericacées qui réduit l'efficacité des cycles biogéochimiques et des processus de minéralisation (NORTHUP *et al.*, 1995) ; le système lande conserverait donc mieux les nutriments, ceux-ci étant alors plus facilement utilisables par les Ericacées.

Le maintien de ces différents types de résistance dépend de la durée de vie de l'espèce, de ses potentialités à se régénérer par voies sexuée et végétative (capacité à remplacer les organes ou individus sénescents) et des classes d'âge qui structurent la population en place. Dans les Callunaies de Grande Bretagne et du Massif Central français, les landes constituées d'une seule classe d'âge (recolonisation par rejet de souche après incendie) sont plus vulnérables que celles ayant des classes d'âges très diversifiées ; l'ouverture centrale de chaque plant liée à la sénescence vers 30-35 ans (FIG. 1) explique, dans le premier cas (ouverture alors synchrone des plants), un affaiblissement massif de la résistance de la lande

Source : MNHN

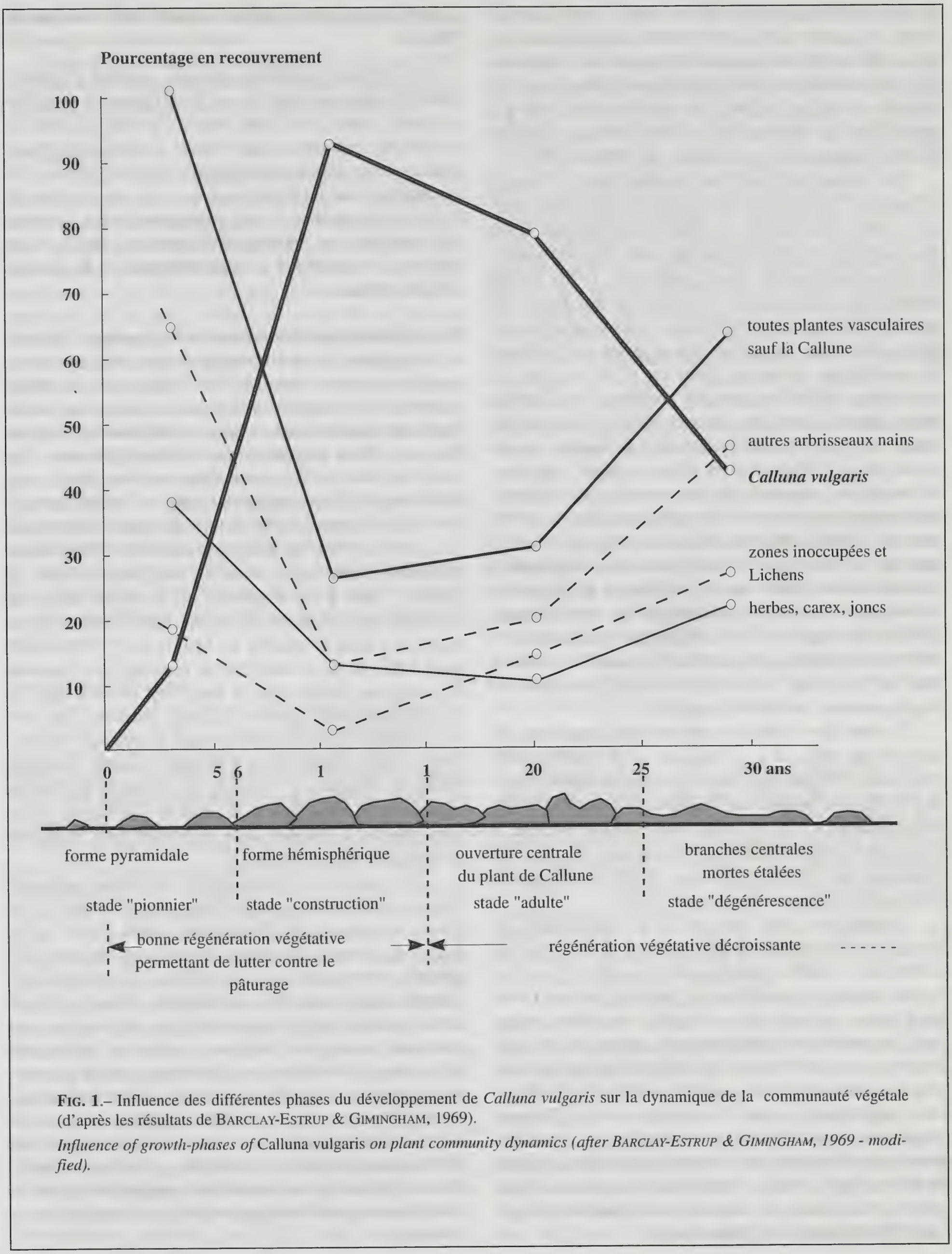


FIG. 1.– Influence des différentes phases du développement de *Calluna vulgaris* sur la dynamique de la communauté végétale (d'après les résultats de BARCLAY-ESTRUP & GIMINGHAM, 1969).

Influence of growth-phases of Calluna vulgaris *on plant community dynamics (after BARCLAY-ESTRUP & GIMINGHAM, 1969 - modified).*

Source : MNHN

(BARCLAY-ESTRUP, 1970 - DOCHE, 1986 - COQUILLARD, 1993). CLÉMENT &TOUFFET (1976) ont retrouvé des phases de vieillissement pour la plupart des Ericacées des landes bretonnes. Par contre, dans les Rhodoraies du subalpin des Alpes externes, ce type d'évolution lié à la sénescence des individus n'a pas été constaté (DOCHE, PORNON ; observations personnelles de 1988 à 1997).

En fonction de la position géographique de l'espèce, les types et les vitesses de recolonisation de ces ouvertures varient. En Ecosse, l'évolution est cyclique ; après développement de Bryophytes au stade dégénérescence, la Callune se réinstalle (BARCLAY-ESTRUP, 1970). Sur les contreforts volcaniques de la Chaîne des Puys, ces ouvertures ne sont pas recolonisées rapidement et un processus d'érosion du sol se met en place en l'absence d'installation d'autres plantes (COQUILLARD & GUEUGNOT, 1991). Quelques 100 km plus au sud, dans ce même Massif Central, les espaces libres à l'intérieur des plants sont immédiatement colonisés par d'autres chamé-phytes, les ouvertures restant alors invisibles ; cette évolution de type progressif ne laisse alors que peu de possibilité pour l'installation du Pin sylvestre (DOCHE, 1990). Dans les landes à Rhododendron des Alpes du Nord, la durée de vie des tiges (150 à 200 ans) peut expliquer, à l'échelle d'une vie humaine, l'absence de plages de sénescence ; il est aussi possible que de nouvelles tiges de Rhododendron viennent se substituer simultanément à celles sénescentes expliquant ainsi l'absence d'ouverture dans la Rhodoraie (évolution cyclique sans stade de dégénérescence visible localement).

La durée de vie de ces landes est alors dépendante des capacités qu'elles ont à se maintenir, donc à se régénérer, mais aussi de la présence dans leur environnement immédiat de ligneux capables de les étioler en exploitant toutes leurs faiblesses. Des insectes phytophages comme le Coléoptère Chrysomelidae *Lochmaea suturalis* dans les Callunaies des Pays-Bas peuvent également affaiblir la résistance d'une lande (BERDOWSKI, 1987).

Quelque soit leur position biogéographique, ces landes sont soumises à des piétinements de fréquences et d'intensités variables (sentier, pâturage extensif ou plus intense tendant à transformer la lande en pelouse) mais aussi à des coupes ou à des incendies de rythme irrégulier. Ces perturbations permettent de pérenniser ces communautés en sélectionnant les espèces résistantes. Leur survie et leur réinstallation rapide sont dues à des adaptations spécifiques comme le développement d'organes souterrains, l'aptitude à rejeter de souche, des capacités à produire rapidement une biomasse compactée au-dessus du sol, sauf dans l'étage subalpin où les processus évolutifs sont très lents pour beaucoup de populations végétales (Rhododendron en particulier).

SPÉCIFICITÉS DES LANDES À ERICACÉES DE MONTAGNE

Une déprise pastorale ancienne explique l'actuelle diversité physionomique de ces landes toujours en pleine extension, donc à différents stades d'évolution. Dans les montagnes anciennes (type Massif Central), de grands espaces écologiquement homogènes facilitent l'étude et la compréhension du fonctionnement de ces systèmes à Ericacées, contrairement aux montagnes jeunes caractérisées par une forte hétérogénéité abiotique, donc par une plus grande complexité de fonctionnement et des processus de colonisation.

Une continuité spatiale caractérise les landes d'altitude

En plaine (domaine atlantique) et en moyenne montagne (par exemple jusqu'à 1200-1400 m dans le Massif Central), les formations à Ericacées sont souvent distribuées en mosaïque suite à une parcellisation agricole de l'espace. Cette fragmentation implique que toutes les surfaces n'ont pas été abandonnées en même temps, certaines étant d'ailleurs encore pâturées ou remises en activité. Ce morcellement en landes de faibles superficies peut être un frein au développement d'un écosystème fonctionnel spécifique. Ainsi, en Angleterre (Comté de Suffolk), suite à une régression de 90 % des landes au cours des deux derniers siècles, des terres fertiles ont été rachetées dans la réserve de Minsmere (158 hectares pour 1 800 ha de landes) afin de restaurer la végétation du complexe lande, celui ci étant trop morcelé pour la survie de plusieurs espèces d'oiseaux (*Burhinus oedicnemus, Lullula arborea, Caprimulgus europaeus)* (EVANS, 1992). Dans certains pays d'Europe (Grande Bretagne, Hollande, Danemark, France), ces types de végétation régressent en superficie et le souci des écologues est le plus souvent d'endiguer cette régression pour maintenir fonctionnels ces écosystèmes.

Au contraire, en montagne et principalement dans l'étage subalpin (Alpes, Pyrénées, Massif Central), les landes constituent des écosystèmes à part entière ; elles occupent de vastes espaces et sont souvent en continuité spatiale (ceinture de 60 km et de 700 m d'amplitude altitudinale dans le massif de Belledonne, Alpes du Nord). Cette espace subalpin apparaît souvent comme une mosaïque de stades d'évolution (parfois à l'échelle du mètre-carré) favorables à la biodiversité (pelouses colonisées par les ligneux bas et hauts, landes herbeuses, landes fermées d'âges variables, stades forestiers en cours de structuration avec strate chamephytique bien développée) ; de plus, la lenteur des processus évolutifs, l'hétérogénéité des conditions biotiques et abiotiques ne permettent pas la fermeture rapide et complète de ces milieux.

Source : MNHN

Contraintes exercées sur la structure, la dynamique et le fonctionnement des landes

Elles sont nettement plus marquées en montagne, principalement au-dessus de 1600 m, là où des variations abiotiques se manifestent parfois à l'échelle du mètre carré.

L'exposition

Si chaque espèce végétale tend à manifester une préférence pour l'adret ou l'ubac, en général, cette préférence n'exclut pas totalement la plante dans l'exposition qui lui est la plus défavorable. Ainsi, les potentialités des Ericacées à envahir l'espace et à structurer des landes compactes sur plusieurs hectares ne se réalisent le plus souvent qu'en ubac (*Rhododendron ferrugineum, Vaccinium sp.*); en adret, les individus restent à l'état isolé et sont parfois morphologiquement ou physiologiquement différents. *Vaccinium myrtillus*, espèce à large amplitude écologique progressant beaucoup par rhizomes, est capable d'envahir les 2 versants; cependant, en adret, cette plante semble présenter une productivité et une biomasse plus faible qu'en ubac (BARRAL, 1995 - PIERRE, 1996 - PAGES, 1996). Les ligneux bas plus spécifiques de l'adret (*Juniperus nana, Calluna vulgaris* et *Cytisus purgans* dans les Pyrénées) se retrouvent ponctuellement en ubac.

Pour une même exposition, la variabilité des conditions abiotiques, principalement dans les milieux montagnards et subalpins, rend difficile la généralisation des résultats.

Le gradient altitudinal

Dans une même pente, la température moyenne annuelle baisse de 0,5 °C pour 100 mètres d'élévation; cette valeur, de l'ordre de 0,7 °C en été (période du cycle de végétation), n'est plus que de 0,4 °C en hiver (OZENDA, 1985). Ce gradient altitudinal peut donc être assimilé à un gradient thermique.

Dans le Massif Central, sur les sols acides et bien drainés de l'étage montagnard granitique (900 à 1400 m), les populations de *Calluna vulgaris* sont capables de structurer des landes presque monospécifiques (80-90 % de recouvrement - hauteur : 40 cm), résistantes pendant une vingtaine d'années au moins à la colonisation par d'autres chaméphytes et phanérophytes. Dans cette tranche altitudinale, le vieillissement de la population de Callune permet le développement de *Genista pilosa* et l'implantation tardive de *Vaccinium myrtillus*. Au-dessus, les potentialités de la Callune décline; dans l'étage subalpin, les conditions topographiques, climatiques et la durée de l'enneigement rendent *Calluna vulgaris* minoritaire face aux Vacciniums (DOCHE, 1990). Ainsi, dans les Callunaies subalpines des Monts Dore (*Calluno vulgaris - Arctostaphylion uvae-ursi* - TÜXEN & PREISING, 1949), le recouvrement de l'Ericacée fluctue entre 30 et 75 % - exceptionnellement supérieur à 75 % (MICHALET & PHILIPPE, 1995) et les plants sont de taille inférieure à ceux de l'étage montagnard (MICHALET, communication personnelle).

Dans les Alpes du Nord, à l'intérieur des limites de l'étage subalpin, les potentialités dynamiques des landes à Rhododendron déclinent avec l'altitude. En ubac, de 1700 à 2000 m, une lande monospécifique peut occuper 95 % de l'espace; au-dessus, la population s'éclaircit et se diversifie en autres chaméphytes. A partir de 2100 m, le Rhododendron n'est plus capable de structurer une lande mais des individus dispersés (les derniers s'élèvent de 100 à 200 m plus haut qu'en adret), parfois prostrés peuvent atteindre 2500 m; l'espèce devient excessivement rare au-dessus. Cet étagement présente certaines ressemblances avec celui des phanérophytes; à la zone de combat de la forêt succède la zone de combat de l'arbre (ARQUILLIERE, 1986). Les transformations altitudinales (1600-2200 m) qui affectent la phénologie, la structure, la biomasse et la productivité des populations et des landes à Rhododendron sont souvent masquées par des conditions microstationnelles comme la pierrosité, l'humidité du sol, excepté au niveau des marges altitudinales où l'Ericacée n'est plus capable de structurer des landes fermées (ESCARAVAGE *et al.*, 1996).

Des gradients écologiques existent également à basse altitude (passage d'un sol drainé à un sol hydromorphe) affectant les potentialités de certaines populations ligneuses monopolistes. Ainsi, dans les landes à Ericacées atlantiques, la composition en ligneux bas évolue par exemple en fonction de la teneur en eau du sol (GLOAGUEN, 1984 - CLÉMENT, 1987). Cependant, contrairement au gradient thermique en montagne, le passage d'un état à un autre est le plus souvent très limité dans l'espace.

Rôle de la pente

La pente est une spécificité de la montagne dans la mesure où, contrairement aux secteurs de plaine, elle est toujours présente (sauf dans les montagnes anciennes, type Massif central), souvent globalement régulière à l'échelle du versant mais très diversifiée à l'échelle du mètre-carré (exposition, microrelief). Cette pente influe sur les paramètres abiotiques (eau, nutriments, processus érosifs de type allogénique) et par conséquent sur la dynamique des populations, particulièrement sur le sens de progression des populations clonales d'Ericacées.

Sur les flancs de la Chaîne des Puys (Massif Central), COQUILLARD & GUEUGNOT (1991) ont mis en évidence, dans des Callunaies à déterminisme édapho-climatique, une dynamique de type régressif. Le processus résulte de l'ouverture des plants sénescents de Callune. Ces "vides" généralement recolonisés par d'autres chaméphytes (évolution progressive) ou par la Callune (évolution cyclique) sont dans ce cas soumis à une érosion du sol entraînant la régression de la communauté végétale. Des conditions écologiques localisées (pente, acidité du substrat, exposition, sécheresse) sont responsables d'une telle évolution.

Source : MNHN

Les individus de *Vaccinium myrtillus* ont une croissance centrifuge et la densité de tiges aériennes et souterraines augmente dans la partie interne des clones, c'est à dire la plus ancienne (FLOWER-ELLIS, 1971). Dans une forêt subalpine d'Epicéa (*Picea abies*) des Alpes du Nord, MAUBON *et al.* (1995) ont quantifié, sur 15 placettes de 0,25 m^2, les unités de rhizome produites au cours de l'année et les parties rhizomateuses dressées (pousses blanches évoluant en tiges aériennes) se développant en sens opposés, parallèlement à l'inclinaison de la pente (20 à 40 %). En l'absence de ligneux hauts dans leur proche environnement, les flux directionnels sont nettement en faveur du sens descendant avec, en moyenne, 5 unités de rhizome (71 %) contre 2 dans le sens opposé et 24,3 pousses blanches (79 %) contre 6,5. Ce type de développement "anisotrope" se retrouve dans la colonisation des pelouses acidiphiles et concerne aussi bien le développement d'un clone que celui d'une tache de Myrtille constituée de plusieurs individus génétiques (FIG. 2). La progression hypogée du système rhizomateux

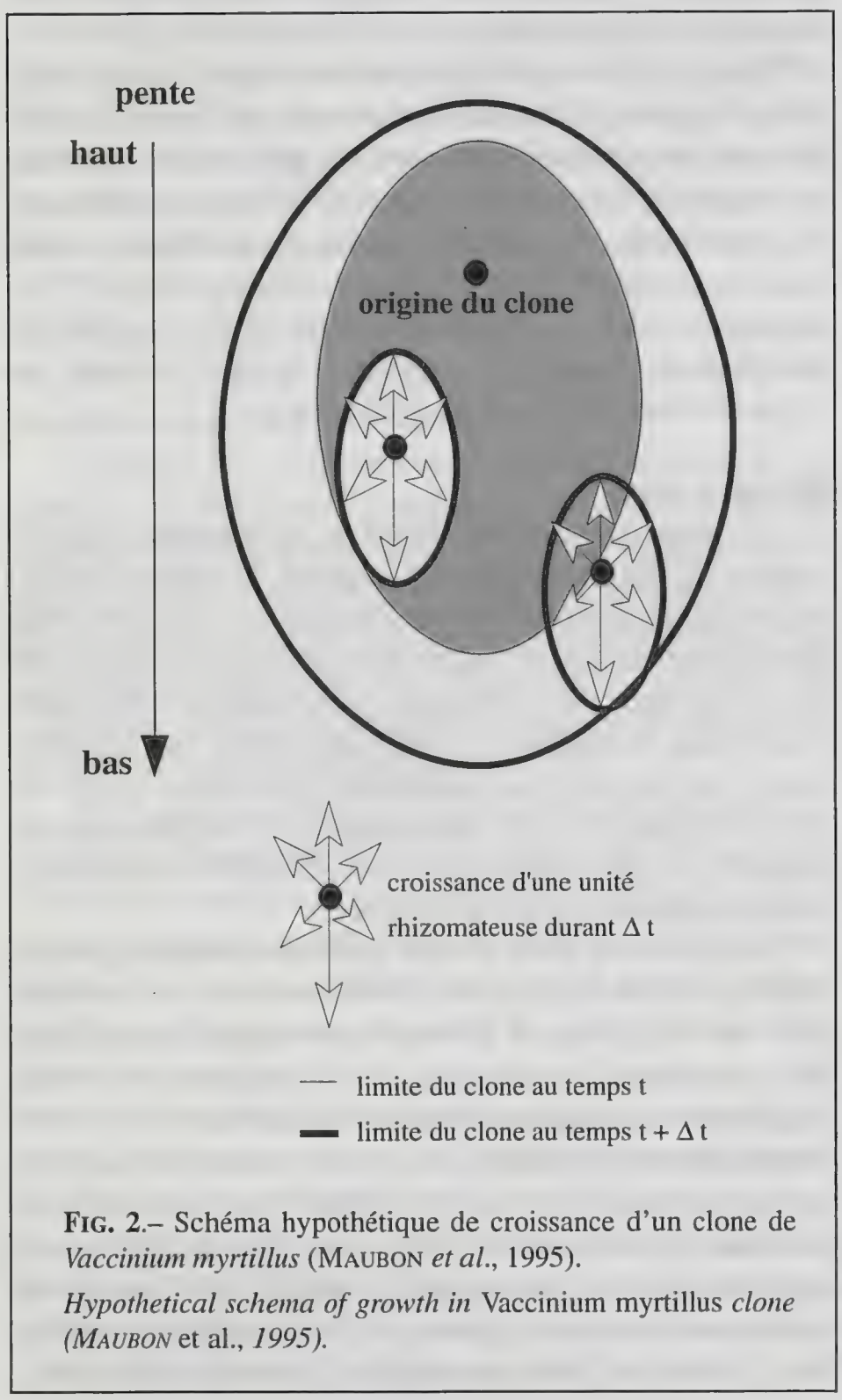


FIG. 2.– Schéma hypothétique de croissance d'un clone de *Vaccinium myrtillus* (MAUBON *et al.*, 1995).

Hypothetical schema of growth in Vaccinium myrtillus *clone (*MAUBON et al., *1995).*

laisse supposer que le poids du manteau neigeux n'est pas prépondérant dans ce type de colonisation, ce qui n'est pas le cas pour les populations de *Rhododendron ferrugineum*. Pendant la période hivernale enneigée, les tiges de cette Ericacée, hautes de 70 à 80 cm sont appliquées sur le sol dans le sens de la pente. Le développement par marcottage ne débute que lorsque l'individu est âgé d'environ 50 - 60 ans. La vitesse moyenne de progression dans une pente de 50 % de déclivité est presque 2 fois plus lente sur sols filtrants (type brun acide) que sur sols hydromorphes (type stagnogley podzolique) ; elle est de 2-3 cm/an contre 4-5 cm. Sur sols filtrants, l'angle de développement du clone varie entre 150° (population en cours de colonisation, individu étalé) et 90° (populations fermées) ; il n'est plus que d'environ 45° sur sols hydromorphes (FIG. 3). Le Rhododendron progresse donc par marcottage et plusieurs générations de clone (touffes) se succèdent ainsi le long de la pente. Le nombre est de 6-8 touffes/m^2 sur sols secs (longueur moyenne des tiges couchées entre chaque touffe : 0,6 à 0,8 m) et de 3-5 touffes/m^2 sur sols hydromorphes (1,4 et 1,6 m). Les points d'enracinement fluctuent de 3 à 5/m^2 quelque soit les conditions pédologiques (PORNON *et al.*, 1997). A titre de comparaison, pour illustrer la lenteur des processus dynamiques et le rôle de la pente dans les vitesses de colonisation, la progression des clones de *Carex curvula* (Cypéracées) dans l'étage alpin est estimée à 0,7-0,9 mm/an dans les pentes et à 0,4 mm/an en position strictement horizontale ; dans un clone long de 1,6 m et d'âge estimé à environ 2000 ans, la densité de pousses stolonifères est de l'ordre de 7000-8000 par m^2 (STEINGER *et al.*, 1996).

Le type de progression de la Myrtille et du Rhododendron dans la pente se rattachent respectivement aux modèles "guérilla" (développement à distance du clone) et "phalange" (front de progression) (LOVETT DOUST, 1981). Sur sols hydromorphes, le Rhododendron tend à adopter une forme de croissance clonale intermédiaire entre ces 2 modèles (progression plus rapide, marcottes plus longues, touffes plus espacées).

Pour les autres Ericacées (*Vaccinium uliginosum, V. vitis idaea*), le positionnement et la forme des taches laissent supposer une progression voisine ou similaire à celle des populations de Rhododendron (étalement dans le sens de la pente, compacité, contour bien délimité).

Pour la reproduction sexuée (installation de plantules), la pente doit aussi influer sur l'orientation du front de colonisation, principalement pour le Rhododendron qui produit de très petites graines (0,4 à 2,4 millions/m^2 de lande) à dissémination principalement anémochore. Leur faible biomasse (3 à 21 g./m^2) explique qu'elles sont facilement entrainées par les eaux de ruissellement (PORNON *et al.*, 1997). Pour les Vacciniums, une dissémination zoochore permet une colonisation multidirectionnelle.

Source : MNHN

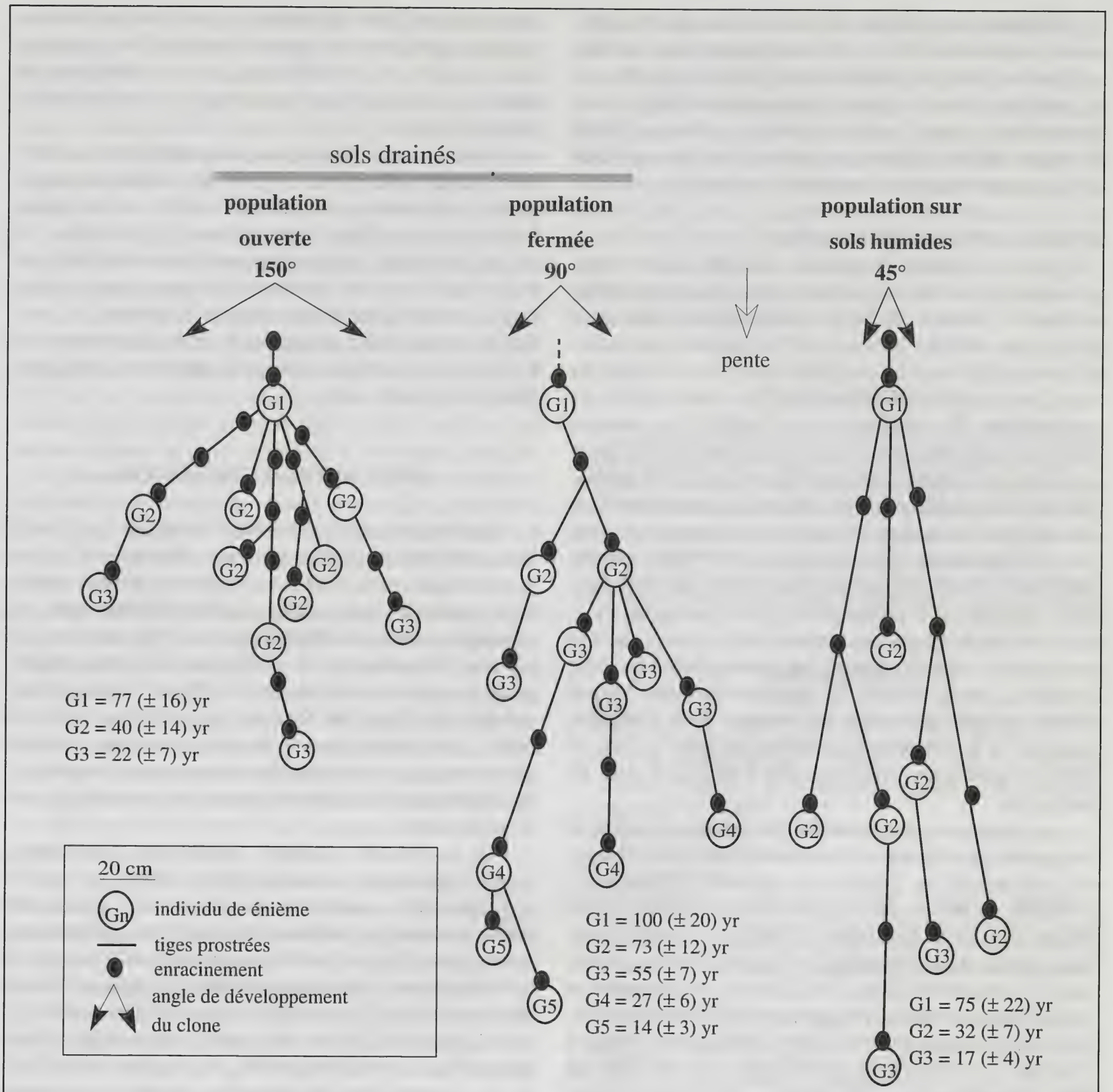


FIG. 3.– Représentation schématique du développement des clones de *Rhododendron ferrugineum* dans différentes conditions. Chaque clone est réalisé à partir de données obtenues sur 10 individus. Les valeurs correspondent aux moyennes (± déviation standard). Sur sols filtrants, dans les populations ouvertes et fermées, la profondeur des tiges couchées est comprise entre 0 et 5 cm (dans l'humus ou les couches de litière) . Sur sols humides, dans les populations fermées, elle est de 10 à 20 cm en dessous du tapis de mousses (PORNON *et al.*, 1997).

Schematic representation of clones developing in variable conditions. Each idealized clone is reconstructed from data obtained from 10 clones excavated in each plot. Values are means ± standard deviation. Depth of prostrate stems = upper 5 cm (humus or litter layers) in the open and closed populations; = 10-20cm (beneath moss layer) in the wet population (PORNON et al., *1997).*

Source : MNHN

En montagne, les flux de colonisation par les différentes populations d'Ericacées sont globalement orientés vers le bas, ce qui se traduit dans le paysage subalpin par de multiples taches de forme plus ou moins allongée dans le sens de la pente. En plaine et sur les secteurs plats de montagne (Massif Central), la colonisation est organisée de façon plus centrifuge, autour des semenciers.

L'hétérogénéité du milieu abiotique

Tous les éléments structuraux d'un paysage se répartissent selon des motifs spatiaux qui se répètent de place en place et donnent un aspect défini comme hétérogène (DUTILLEUL, 1993). Ce concept d'hétérogénéité paysagère est primordial dans la compréhension des écosystèmes car il joue un rôle central dans les processus écologiques (compétition, diversité, succession, stabilité des communautés) en permettant des transferts de matières et d'énergie entre les différents éléments du milieu. Cette hétérogénéité se matérialise le plus souvent par une répartition des végétaux en taches (structure en mosaïque) ou sous forme de gradients environnementaux. L'hétérogénéité paysagère n'implique pas nécessairement une hétérogénéité abiotique ; si le milieu physique est homogène, l'installation stochastique des graines et la dynamique des populations végétales créent une hétérogénéité biotique évolutive. Sur le terrain, la superposition des 2 types d'hétérogénéité (abiotique et biotique) rend complexe l'analyse et la compréhension de ce concept ; de plus, il existe un continuum d'hétérogénéité à tous les niveaux de perception.

En montagne, si à l'échelle des versants, la pente et l'exposition jouent des rôles majeurs dans la distribution et la dynamique des populations végétales d'Ericacées, à l'échelle du mètre-carré la microtopographie accroît encore la diversité des conditions abiotiques (replat, déclivité, durées d'enneigement et d'ensoleillement, dynamique et disponibilité de l'eau dans le sol, épaisseur et composition de l'humus) fragmentant ainsi les caractéristiques morphologiques et physico-chimiques de l'espace à coloniser. Cette forte hétérogénéité du milieu physique est alors déterminante pour l'installation et le développement des espèces végétales, principalement en adret où les potentialités des espèces structurantes (Rhododendron, Vacciniums) sont limitées. En ubac, l'influence de la végétation tend à masquer une partie de l'hétérogénéité abiotique ; des conditions écologiques plus favorables pour les espèces structurantes leur permettent une meilleure monopolisation de l'espace tout en développant une plus forte biomasse par unité de surface (PORNON, 1994 - ESCARAVAGE *et al.*, 1996 - PIERRE, 1996). Le développement des espèces clonales (en relation avec la pente) tend aussi à dissimuler une partie de cette diversité abiotique car à partir de poches de nutriments, les plantes sont capables de progresser sur des terrains squelettiques, voire même sur des blocs de rochers. Lors d'une exploitation pastorale plus intensive, ces secteurs rocailleux dispersés dans le milieu servent de refuge pour les Ericacées (et autres ligneux) et de points de départ pour une recolonisation de l'espace.

Avec une topographie plane ou mamelonnée (secteurs de moyenne montagne et de plaine), l'hétérogénéité paysagère est principalement de type biotique, liée à la dynamique de la végétation et aux pressions anthropiques. En secteur atlantique, l'usage des terres, leur entretien (écobuage) mais aussi les gradients hydriques jouent un rôle majeur ; les bruyères (*Erica cinerea, E. ciliaris, E. tetralix)*, les ajoncs (*Ulex europaeus, U. gallii, U. minor)* et la Callune envahissent ces milieux en fonction de potentialités hydriques croissantes.

DISCUSSION - CONCLUSION

De l'étage atlantique à l'étage subalpin, les landes à Ericacées présentent de nombreuses affinités structurales et dynamiques mais s'individualisent aussi par des spécificités propres à chaque région et étage de végétation. En montagne, suite à une déprise pastorale déjà ancienne, les surfaces en landes sont en pleine extension (étage montagnard granitique et volcanique du Massif Central, étage subalpin des Alpes, des Pyrénées, etc.) alors qu'elles sont relativement stables dans le domaine atlantique de plaine où leur morcellement limite les potentialités d'installation, de colonisation ou de développement de quelques populations animales.

De nombreuses analogies caractérisent l'installation, le développement, la monopolisation de l'espace puis la résistance à la colonisation des populations d'Ericacées quelle que soit leur position altitudinale. Ce sont principalement des affinités liées à la morphologie, à la biologie et à l'écologie des espèces structurantes qui expliquent avant tout ces ressemblances (taille, forme, compacité des plants, capacités à rejeter de souche, marcottage, utilisation de l'azote sous la forme NH_4 +). Les fortes potentialités de ces espèces à coloniser les pelouses acidiphiles pauvres en nutriments peuvent aussi s'expliquer par une plus grande "efficacité d'utilisation des nutriments" (Nutrient Use Efficiency = NUE) ; elle repose en grande partie sur les processus de résorption au sein de la plante (cycles internes), ceux ci permettant de conserver des nutriments dans le système biologique (AERTS, 1990). A titre d'exemple, la résorption de l'azote est importante pour *Rhododendron ferrugineum* (50 à 60 % du pool maximum d'azote contenu dans le feuillage est résorbé ; PORNON, 1994) mais aussi pour *Vaccinium uliginosum* et *Arctostaphylos alpina* (SHAVER & CHAPIN, 1991) ; cette résorption devient plus faible pour *Vaccinium myrtillus* (39 à 56 % ; MOZYNSKA, 1983), *Erica tetralix* et *Calluna*

Source : MNHN

vulgaris (16 et 12 %; AERTS, 1990). De plus, les travaux de BERENDSE (1990) montrent que les pertes en azote paraissent négligeables dans les landes à *Calluna* ou à *Erica* car tout l'azote entrant dans l'écosystème semble s'accumuler dans la biomasse et dans la matière organique du sol. Pour les Ericacées, la capacité à absorber de l'azote organique soluble comme le font certaines plantes arctiques (ATKIN, 1996) dans des sols où les concentrations en acides aminés libres excèdent celles en azote minéral pourrait être un moyen supplémentaire pour se développer sur des sols pauvres.

La gestion de ces landes à Ericacées présente aussi des similitudes. Si le pâturage intensif avec répartition homogène des engrais organiques naturels est un moyen d'éviter la progression des Ericacées, leur élimination périodique implique le plus souvent une perturbation majeure comme le passage répétitif d'incendies. Après des feux courants, la recolonisation par rejets de souche (et installation de nouveaux plants) se produit rapidement, sauf dans les landes à Rhododendron. Si l'humus est brulé, la recolonisation est cependant plus difficile car des souches sont détruites.

Dans le Massif Central, *Pinus sylvestris* est typiquement l'arbre capable d'empêcher les processus de première installation de ces Ericacées ou de recolonisation après perturbation; plus localement, *Betula verrucosa*, *B. pubescens* et *Sorbus aucuparia* peuvent jouer le même rôle, principalement dans le montagnard supérieur (COQUILLARD, 1993). En Haute-Ardenne et dans les Hautes Vosges, le Sorbier des oiseleurs est également très compétitif au même titre que la nanophanérophyte *Ulex europaeus* (Fabacées) en secteur atlantique (DOCHE, 1990).

Les spécificités des landes de montagne sont principalement dues aux conditions climatiques, topographiques (exposition, pente) et à la micro-hétérogénéité du milieu physique. Certaines contraintes augmentent progressivement le long du gradient altitudinal pour devenir très fortes au dessus de 1800 m où la période végétative (nombre de jours où la température moyenne est égale ou supérieure à 5 °C) n'excède guère 4 mois dans les Alpes du Nord, de début juin à la fin septembre (ARQUILLIERE, 1986).

Les potentialités de chaque Ericacée, optimales dans une tranche altitudinale, déclinent avec l'altitude. Pour une espèce donnée, le domaine de validité d'un processus dynamique est en général restreint à une élévation de l'ordre de 200 à 400 m. En l'absence de phanérophytes semenciers dans leur proche environnement, les espèces peuvent se relayer pour structurer des landes fermées en fonction de leur potentialités écologiques. Dans le subalpin d'ubac et jusqu'à environ 2000 m, le Rhododendron et les Vacciniums sont encore capables de structurer des landes fermées, ce qui n'est plus vrai dans le subalpin d'adret. Il faut aussi souligner que les résultats ne peuvent que rarement être extrapolés d'un massif montagneux à l'autre (diversités climatiques, pédologiques et des perturbations anthropiques).

Principalement dans l'étage subalpin, les Ericacées participent au déroulement de toute la succession végétale; présentes dans les pelouses autour des secteurs rocailleux (refuges), elles structurent une lande suite à la déprise pastorale puis font partie intégrante de la composition floristique du stade forestier proclimacique; ces Ericacées héliophiles se maintiennent alors en sous-bois car la densité d'arbres est toujours bien inférieure (200 - 400 plants/hectare) à celles des forêts de plaine et de moyenne montagne (600 - 800 pl/ha).

REMERCIEMENTS

Cet article de synthèse a été réalisé au sein de l'UMR - CNRS n° 55 53 grâce au contrat E.G.P.N. n° 95085 (Écologie et Gestion du Patrimoine Naturel) intitulé :"Dynamique des écosystèmes subalpins : interférences forêts, pelouses et landes intra- et supra-sylvatiques : dynamique extrasylvatique des populations d'Éricacées subalpines et délimitation des clones". Nous remercions vivement J.-P. GUICHARD pour la réalisation technique de cet article et G. LEMPERIERE pour son aide dans la traduction en anglais du résumé.

BIBLIOGRAPHIE

AERTS, R., 1990.– Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Œcologia*; 84 : 391-397.

AERTS, R. & BERENDSE, F., 1988.– The effect of increased nutrient availability on vegetation dynamics in wet heathland. *Vegetatio*, 76 : 63-69.

AERTS, R. & HEIL, G.W., 1993.– *Heathlands. Patterns and processus in a changing environment*. Geobotany, 20. Kluwer academic publishers : 238 p.

ARQUILLIERE, S., 1986.– *Morphologie, croissance, reproduction végétale de l'Epicéa dans la zone de combat subalpine : massif du Taillefer, Alpes dauphinoises*. Thèse de 3e cycle. Lab. de Botanique et de Biologie végétale, Université de Grenoble : 266 p.

ATKIN, O.K., 1996.– Reassessing the nitrogen relations of Arctic plants : a mini-review. *Plant, Cell and Environment*, 19 : 695-704.

AUBERT, G., 1975.– *Les Ericacées en Provence. Répartition, édaphologie, phytosociologie, croissance et floraison*. Thèse de Doctorat d'Etat. Fac. de Marseille III : 286 p. + annexes.

BARCLAY-ESTRUP, P., 1970.– The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. II) Changes in biomass and shoot production during the *Calluna* cycle. *J. Ecol.*, 58 : 243-249.

BARCLAY-ESTRUP, P. & GIMINGHAM, C.H., 1969.– The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. I) Vegetational change in relation to the *Calluna* cycle. *J. Écol.*, 57 : 737-758.

BARRAL, V., 1995.– *Hétérogénéïté du milieu et dynamique des populations subalpines d'Ericacées (Massif du Taillefer, Alpes Nord-Occidentales)*. D.E.A., Lab. Biol. Pop. d'Altit., Univ. J. Fourier, Grenoble : 42 p.

BAUDIERE, A., 1970.– *Recherches phytogéographiques sur la bordure méridionale du Massif Central. Les Monts de l'Espinouze*. Thèse d'Etat, Fac. Sci. Montpellier, 3 vol.

Source : MNHN

BAUDIERE, A., 1972.– Contribution à l'étude de la végétation des landes des Monts de l'Espinouze (Cévennes Occidentales). *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 119, 92è sess. extr. : 65-109.

BERDOWSKI, J.J.M., 1987.– Transition from heathland to grassland initiated by the heather beetle. *Vegetatio*, 72 : 167-173.

BERDOWSKI, J.J.M. & SPIEPEL, H., 1988.– Vegetative regeneration of *Calluna vulgaris* at different ages and fertilizer levels. *Biological Conservation*, 46 : 85-93.

BERENDSE, F., 1990.– Organic matter accumulation and nitrogen mineralization during secondary succession in heathland ecosystems. *Journal of Ecology*, 78 : 413-427.

BORNARD, A. & DUBOST, M., 1992.– Diagnostic agro-écologique de la végétation des alpages laitiers dans les Alpes du Nord humides : établissement et utilisation d'une typologie simplifiée. *Agronomie*, 12 : 581-599.

BRAU-NOGUE, C., 1996.– *Dynamique des pelouses d'alpages laitiers des Alpes du Nord externes*. Thèse d'Université, CEMAGREF, Univ. Grenoble I : 186 p. + annexes.

BRUGGINK, M., 1993.– *Seed bank, germination, and establishment of Ericaceous and gramineous species in heathlands*. Heathlands : patterns and processes in a changing environment. Aerts & Heil editors, Kluwer Academic Publishers, Geobotany, 20 : 153-180.

CARBIENER, R., 1966.– *La végétation des Hautes Vosges dans ses rapports avec les climats locaux, les sols et la géomorphologie. Comparaison à la végétation subalpine d'autres massifs montagneux à climat "allochtone" d'Europe occidentale*. Thèse de Doctorat d'Etat Fac. Sci. Paris-Orsay : 174 p.

CLEMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat d'Etat, Univ. Rennes I : 319 p.

CLEMENT, B. & TOUFFET, J., 1976.– Biomasse végétale aérienne et productivité des landes des Monts d'Arrée (Bretagne). *Oecol. Plant. Fr.*, 1 (4) : 345-360.

COQUILLARD, P., 1993.– *Dynamique des systèmes agro-pastoraux de l'étage montagnard du Massif du Sancy et de la Chaîne des Puys : variations biologiques et fonctionnelles : exemple d'application au modèle à* Calluna vulgaris *(L.) Hull.* Thèse d'Etat, Fac. des Sciences et Techniques de Saint-jérôme, Univ. Aix-Marseille : 266 p. + carte couleur.

COQUILLARD, P. & GUEUGNOT J., 1991.– Regressive dynamic and denudation processes of vegetation on volcanoes in the "Chaîne des Puys" (French Massif Central) : assay of interpretation. *Vegetatio*, 93 : 131 - 141.

COQUILLARD, P., GUEUGNOT, J., JULVE, P., MICHALET, R. & MICHELIN, Y., 1994 - Carte écologique du Massif du Sancy au 1/25 000. *Ecologia Mediterr.*, XX (1/2) : 9-57.

CONNELL, J.H. & SLATYER, R.O., 1977.– Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *Am. Nat.*, 111 : 1119-1144.

DE SLOOVER, J., DUMONT, J.-M. & LEBRUN J., 1973.– Les landes à Callune et Airelle du plateau des Tailles (Haute Ardenne belge). *Colloques phytosociologiques.* II La végétation des landes d'Europe occidentale. Lille, Ed. J. Cramer : 1-12.

DI CASTRI, F., 1981.– *Mediterranean-type shrublands of the world*; *In* Mediterranean-type shrublands, Ecosystems of the world 11, Elsevier, Amsterdam : 1-52.

DOCHE, B., 1986.– *Déterminisme et expression cartographique des successions végétales. Exemple de L'Aubrac montagnard (Massif Central Français)*. Thèse. d'état., Univ. Joseph Fourier, Grenoble I : 252 p.

DOCHE, B., 1990.– Les successions articulées autour des landes à *Calluna vulgaris* dans le Massif Central français. Comparaisons avec quelques autres systèmes à Ericacées. *Bull. Ecol.*, 21 (1) : 43-50.

DOCHE, B., POMMEYROL, V. & PELTIER J.P., 1991.– Les landes à Ericacées (Callunaies, Rhodoraies) et les vitesses de transformation des paysages végétaux en montagne (Massif central et Alpes). *Bull. Ecol.*, 22 (1) : 221-222.

DUPIAS, G., 1985.– *La végétation des Pyrénées. Notice détaillée de la partie pyrénéenne des feuilles : 69 Bayonne - 70 Tarbes - 71 Toulouse - 72 Carcassonne - 76 Luz - 77 Foix - 78 Perpignan.* Ed. du C.N.R.S., Paris : 209 p.

DUTILLEUL, P., 1993.– Spatial heterogeneity and the design of ecological field experiments. *Ecology*, 74 : 1646 - 1658.

ESCARAVAGE, N., 1997 - *Système de reproduction et stratégie de colonisation du* Rhododendron ferrugineum *L. (Ericacée) - Etage subalpin ; Alpes du Nord.* Thèse d'Université, Lab."Biologie des populations d'altitude", UMR CNRS 55 53, Univ. J. Fourier, Grenoble : 135 p. + articles.

ESCARAVAGE, N., PORNON, A. & DOCHE, B., 1996.– Evolution des potentialités dynamiques des landes à *Rhododendron ferrugineum* L. avec les conditions de milieu (étage subalpin des Alpes du Nord - France). *Ecologie*, 27 (1) : 35 -50.

EVANS, C., 1992.– *Heathland recreation on arable land at Minsmere Reserve Suffolk, England (The Royal Society for the protection of birds).* 4th International European Heathland Workshop (30 août - 5 septembre 1992), Université de Rennes, Bretagne : 79 p.

FISCHESSER, B., 1982.– *La vie en montagne*. Edit. Chêne / Hachette : 258 p.

FLOWER-ELLIS, J.G.K., 1971.– Age, structure and dynamics in stands of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.). Royal College of Forestry, Stockholm, Department of Forest *Ecology and Forest Soils*, Research Note n° 9 : 108 p.

GIMINGHAM, C.H., 1972.– *Ecology of heathlands*. Chapman and Hall, London : 266 p.

GIMINGHAM, C.H., 1978.– *Calluna* and its associated species : some aspects of co-existence in communities. *Vegetatio*, 36 : 179-186.

GLOAGUEN, J.-C., 1984.– *Contribution à l'étude phytoécologique des landes bretonnes.* Thèse de Doctorat d'Etat, Univ. Rennes I : 379 p.

HEINEMANN, P., 1956.– Les landes à *Calluna* du district picardo-brabançon de Belgique. *Vegetatio*, 7 : 99-147.

KERGUELEN, M., 1970.– *Composition botanique des prairies de l'Aubrac*. L'Aubrac, tome1. Ed. CNRS : 199-206.

LOISEAU, P. & MERLE, G., 1981.– Production et évolution des landes à Callune dans la région des Dômes (Puy-de-Dôme). *Acta Oecologica/Oecol. Applic.*, 2 (4) : 283-298.

LOVETT DOUST, L., 1981.– Interclonal variation and competition in *Ranunculus repens*. *New Phytologist*. 89 : 495-502.

MACDONALD, A.J., KIRKPATRICK, A.H., HESTER, A.J. & SYDES, C., 1995.– Regeneration by natural layering of heather (*Calluna vulgaris*) : frequency and characteristics in upland Britain. *Journal of Applied Ecology*, 32 : 85-99.

MAUBON, M., 1993.– *Contribution à l'étude de la dynamique de la lande à Myrtille dans une Pessière d'altitude*. DEA, Université de Savoie, Chambéry : 62 p. + annexes.

MAUBON, M., PONGE, J.F. & ANDRE J., 1995.– Dynamics of *Vaccinium myrtillus* patches in mountain spruce forest. *Journal of Vegetation Science*, 6 : 343-348.

MESLEARD, F., 1987.– *Dynamique, après perturbations, de peuplement de deux Ericacées (*Arbutus unedo *L. et* Erica arborea *L.) en Corse*. Univ. Sci. et Techn. du Languedoc, Montpellier : 146 p.

METAILIE, J.-P., 1982.– Le rôle du feu dans la dynamique des

Source : MNHN

landes supraforestières des Pyrénées centrales. *In* : Ecologie et Biogéographie des milieux montagnards et de haute altitude. *Documents d'Ecologie Pyrénéenne*, III-IV : 499-502.

MICHALET, R. & PHILIPPE, T., 1995.– Les landes et les pelouses acidiphiles de l'étage subalpin des Monts Dore (Massif Central français) : syntaxonomie et potentialités dynamiques. *Colloques Phytosociologiques*, Fitodinamica, Camerino, XXIV, 433-471.

MILES, J., 1981.– Problems in heathland and grassland dynamics. *Vegetatio*, 46 : 61-74.

MOZYNSKA, B., 1983.– Some problems on ecology of *Vaccinium myrtillus* in pine forest communities. *Polish Ecological Studies*, 9 (4) : 565-643.

MULLER, S., 1986.– *La végétation du pays de Bitche (Vosges du Nord). Analyse phytosociologique. Application à l'étude synchronique des successions végétales* (Thèse d'Etat, Université de Paris - Sud, Centre d'Orsay : 283 p. + annexe.

NORTHUP, R., YU, Z., DAHLGREN, R.A. & VOGT, K.A., 1995.– Polyphenol control of nitrogen release from pine litter. *Trends in Ecology and Evolution*, 377 : 227-229.

OZENDA, P., 1985.-*La végétation de la chaine Alpine dans l'espace montagnard européen*. éd : Masson : 330 p.

PAGES, J.P., 1996.– *Étude de la dynamique de* Vaccinium myrtillus *dans une pelouse de l'étage subalpin. Influence des paramètres édaphiques (physiques, chimiques et biologiques)*. Rapport de stage de Maîtrise, Université Joseph Fourier : 30p.

PELLISSIER, F., 1994.– Effect of phenolic compounds in humus on the natural regeneration of spruce. *Phytochemistry*, 36 (4) : 865-867.

PELLISSIER, F., 1997.– *Allélopathie*. Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches, Univ. de Savoie, Chambéry.

PIERRE, L., 1996.– *Hétérogénéïté du milieu et dynamique des populations subalpines d'Ericacées : analyse à l'échelle du versant (adret/ubac) et de la communauté végétale (Massif du Taillefer, Alpes Nord-Occidentales)*. D.E.A., Lab. Biol. Pop. d'Altit., Univ. J. Fourier, Grenoble : 59p.

PORNON, A., 1994.– *Dynamique et fonctionnement des populations de* Rhododendron ferrugineum L. (Ericacée) - *(étage subalpin; Alpes Nord-Occidentales)*. Thèse d'Université, Lab. de Biologie des populations d'altitude, Univ. J. Fourier, Grenoble : 163 p.

PORNON, A., ESCARAVAGE, N., TILL-BOTTRAUD, I. & DOCHE, B, 1997.– Variation of reproductive traits in *Rhododendron ferrugineum* (Ericaceae) populations along a successional gradient. *Plant Ecology.*, 130 : 1-11.

RICHARD, L., & PAUTOU, G., 1982.– *Alpes du Nord et Jura méridional. Notice détaillée des feuilles : 48 Annecy - 54 Grenoble*. Ed. du C.N.R.S., Paris : 316 p.

ROBINSON, R.K.R., 1972.– The production by roots of *Calluna vulgaris* of a factor inhibitory to growth of some mycorrizal fungi. *J. Ecol.*, 60 (1) : 219-224.

ROZE, F., 1986.– *Le cycle de l'azote dans les landes bretonnes*. Thèse de Doctorat d'Etat, Univ. Rennes I : 292 p.

SHAVER, G.R. & CHAPIN F.S. III, 1991.– Production : biomass relationships and element cycling in contrasting arctic vegetation types. *Ecological Monographs*, 6 (1) : 1-31.

STEINGER, T., KÖRNER, C. & SCHMID, B., 1996.– Long-term persistence in a changing climate : DNA analysis suggests very old ages of clones of alpine *Carex curvula. Oecologia,* 105 : 94-99.

THEBAUD, G., 1988.– *Le Haut-Forez et ses milieux naturels. Apports de l'analyse phytosociologique pour la connaissance écologique et géographique d'une moyenne montagne cristalline subatlantique*. Thèse 3e cycle, Univ. Blaise Pascal, Clermont-Ferrand II : 313 p.

TOMASELLI, R., 1976.– *La dégradation du maquis méditerranéen. In* Forêts et maquis méditerranéens : écologie, conservation et aménagement. Note technique du MAB n° 2, UNESCO : 35-76.

TOUFFET, J., 1982.– *Dictionnaire essentiel d'écologie*. Ouest-France, Rennes : 108 p.

TOWNSEND, L.R., 1970.– Effect of form of N and pH on nitrate reductase activity in lowbush blue-berry leaves and roots. *Can. Jour. of Plant Sci.*, 50 : 603-605.

WALLEN B., 1980.– Structure and dynamics of *Calluna vulgaris* on sand dunes in South Sweden. *Oïkos*, 35 : 20-30.

WELCH, D., 1984.– Studies in the grazing of heather moorland in north-east scotland. II. Response of heather. *Journal of Applied Ecology*, 21 : 197-207.

WELCH, D., 1985.– Studies in the grazing of heather moorland in north-east scotland. IV. Seed dispersal and plant establishement in dung. *Journal of Applied Ecology*, 22 : 461-472.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

This paper compares the French heathlands (*Calluna vulgaris*, *Rhododendron ferrugineum*, *Erica* sp) in different biogeographical and altitudinal situations. From the atlantic level (0-400m) to the montane level (800-1500m, Massif Central) and to the subalpine level (1600-2200m, Northwestern Alps), there are several similarities in the structure of the communities, in dynamics processes, in rates of evolution and in resistance of old communities to colonization by trees. The mountain heathlands present yet some specificities, mainly above 1600 m, because climatic constraints, slope and micro-heterogeneity of environment influence dynamics, rates and direction of clones spread.

Climatic conditions limit geographical repartition of ericaceous shrubs; the species (as *Calluna vulgaris)* which are present from atlantic level to subalpine level are uncommon. The capacities of *Calluna vulgaris* to monopolize the space are optimum in moist montane level on sandy soils; they decrease in the Mediterranean level, above 1400 m in Massif central and also towards East, principally in Alps. In the atlantic level, *Calluna vulgaris* is in competition with others ericaceous species (*Erica*); it forms heathlands with several shrub species. Others species have their development optimum in mountain from 1000 to 2200 m (*Vaccinium myrtillus*) or are localized specifically in the the subalpine level (*Rhododendron ferrugineum*) or in the atlantic level (*Erica cinerea*, *E. ciliaris*, *E. tetralix*).

When young heathlands are dominated by one or two ericaceous species (open populations), the floristic differences appear according to their climatic position and soil types; in closed populations, the floristic composition becomes poor and almost uniform by lack of space and light under the canopy.

The main similitaries between heathlands of plain and mountain are:

- the establishement of the first ericaceous individuals follows the impoverishment of soils nutrients after long periods of grazing with bad distribution of manure.
- When climatic and soil conditions are optimum for the shrubs, they are able to monopolize the space and to structure stable plant communities with homogeneous physiognomy.
- These closed plant communities have biotic and mechanical resistances to the colonization by trees; they hamper the establishement of the forest. The maintenance of these resistances is depending on the life duration of every ericaceous shrub, of these potentialities to regenerate by sexual and vegetative reproduction and of the age

Source : MNHN

groups which constitute this population. The evolution can be cyclic (*Calluna vulgaris* in England, perhaps Rhododendron ferrugineum in Alps) or gradual (*Calluna vulgaris* in Massif central).

These heathlands are often suffered to perturbations (mainly fire); these perturbations select resistance species. The ericaceous shrubs are able quickly to stump sprouting after fire and to monopolize again the space (excepted *Rhododendron ferrugineum* in the subalpine level).

The main specificities of the mountain heathlands are:

- In plains and sometimes in the montane level (Massif Central), the ericaceous communities are distributed in mosaïc and the heathland surfaces are smaller than in the subalpine level; this fragmentation is unfavourable to the optimal functioning of the ecosystem. In mountains, mainly in the subalpine level, the heathlands are spreading and they constitute a spatial continuum.
- In mountains, the constraints on the structure, the dynamics and the functioning of the heathlands (altitudinal gradient, exposures, slopes, soil micro-heterogeneity) are most important than lower altitude.

Every shrub species has different potentialities according to the altitude and exposure; generally, the results of one shrub species (about dynamics, functioning) are valid in a limited space (only from 200 to 400 m high). The potentialities of all ericaceous shrubs are least in south exposure; for example, *Rhododendron ferrugineum* is unable to monopolize the space and the productivity of *Vaccinium myrtillus* decreases.

The slope influences the shrub dynamics; the main direction by layering is with the slope. The snow weight influences more the progression of "phalanx" clonal growth form (*Rhododendron ferrugineum*) than "guerilla" clonal growth form (*Vaccinium myrtillus*). On hydromorphic soils, the Rhododendron tends to adopt an intermediate growth form.

The habitat micro-heterogeneity (mainly soils) is more constraining on southern exposure than northern exposure because in the south, the ericaceous potentialities decrease; in the north, the progression of clonal species is easier on stony soils and the abiotic heterogeneity is masked, in part, by the ericaceous biomass.

The similarities between mountain and plain heathlands are principally dependent on morphology, biology and ecology of structuring species (height, compactness of individuals, capacities to layer and to make stump sprouts after perturbation, heliophilous, etc.). The specificities of mountain heathlands are depending on altitude and slope; at present time, these plant communities are spreading in opposition to heathlands of lower altitude.

Source : MNHN

Écologie, t. 28 (4) 1997 : 307-321

AUTOMATES CELLULAIRES ET MODÉLISATION DE LA DYNAMIQUE FORESTIÈRE*

Hervé ELMOZNINO[1] & Claude LOBRY[2]

[1]INRIA Sophia Antipolis, 2004, route des Lucioles, 06902 Sophia Antipolis
[2]Laboratoire d'Ecologie du Plancton Marin, Station Zoologique, 06234 Villefranche-sur-Mer

SUMMARY
(original scientific paper)

CELLULAR AUTOMATA AND MODELIZATION OF FOREST DYNAMICS.
Cellular automata have proven to be very usefull for a better understanding of many natural phenomenon. In this paper we recall how they were used to contribute to the theory of "exitable media" and present a cellular automaton in the same spirit which may be used to modelize forest growth. The outcome of a large number of simulations (27 000) is provided.

KEY WORDS : Cellular Automaton - Modelization - Simulation - Forest Dynamics - Spatial Structuration.

RÉSUMÉ
(article original)

Les modèles mathématiques utilisés en simulation sur ordinateur peuvent être de différentes natures et avoir des usages différents. Nous distinguons entre modèles de pensée, exhaustifs et expérimentaux. *Sur la base de la théorie des milieux excitables (1975-1985) il est présenté des arguments en faveur d'une modélisation de la forêt par des automates cellulaires en tant que* modèles de pensée *et/ou* expérimentaux. *Une analyse expérimentale poussée (27 000 simulations) d'un automate cellulaire très simple inspiré par les automates modélisant les milieux excitables est proposée. On constatera que même les modèles les plus simples peuvent avoir des comportements inattendus dont il n'est pas facile de décider s'ils représentent un phénomène réel ou bien un artefact de la modélisation. Ceci montre que la plus extrême prudence doit être observée dans l'interprétation des résultats des simulations sur ordinateur de modèles de processus naturels complexes.*

MOTS CLÉS : Automate Cellulaire - Modélisation - Simulation - Dynamique Forestière - Structuration Spatiale.

INTRODUCTION

"...A good model does not attempt to reproduce every details of the biological system; the system itself suffices for that purpose as the most detailled model of itself. Rather, the objective of a model should be to ask how much detail can be ignored without producing results that contradict specific observations, on particular scale of interest..." (LEVIN 1992).

MODELES DE PENSÉE, MODELES DE CONNAISSANCE, SIMULATIONS

Si nous nous intéressons au fonctionnement dynamique de systèmes complexes, comme, par exemple dans le cadre de cet article, un écosystème forestier, une distinction utile peut être faite entre deux types de modèles : les *modèles de pensée* qui sont des modèles mathématiques destinés à nous aider à comprendre certains aspects du système, et les *modèles de connaissance* qui tendent à incorporer dans un formalisme mathématique la connaissance que nous avons du système. Si l'utilité des modèles de connaissance est bien comprise dans les sciences biologiques et particulièrement en écologie, l'intérêt des modèles de pensée nous semble sous estimé. Après avoir précisé un peu notre terminologie nous montrerons comment les *automates cellulaires*, considérés comme des modèles de pensée, ont joué un rôle dans la théorie des *milieux excitables* et enfin comment on peut envisager une démarche analogue dans le cadre de l'étude de la dynamique spatiale d'une forêt.

* Manuscrit reçu le 24 septembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 22 novembre 1997.

Source : MNHN

MODELES DE PENSÉE

Supposons que nous nous intéressions à la compétition entre deux espèces d'arbres A et B. Un *modèle de pensée* pour une telle situation pourra être une suite récurrente :

$$x(t+1) = F(x(t), y(t))$$
$$y(t+1) = G(x(t), y(t))$$

où x représente la biomasse à l'hectare de A et y celle de B. Il est minimal en ce sens qu'il n'est pas possible de parler de compétition entre A et B sans introduire deux grandeurs *x* et *y* liées chacune à *A* et *B* et reliées entre elles ! Mais il est très loin d'être *un modèle de connaissance* ! Il n'incorpore pas ce que nous pouvons savoir de la croissance des espèces *A* et *B* ni celle de leur reproduction qui peut faire intervenir un médiateur animal, il ne distingue pas entre la biomasse active (feuilles, racines...) et morte (intérieur du tronc...), il ne permet pas de parler de structuration spatiale. Pourtant il est utile, car même s'il ne décrit pas exactement le comportement de *A* et *B* il peut nous dire quelque chose sur ce qui, dans la relation entre *A* et *B*, pourrait ne dépendre que du fait qu'ils sont en compétition, indépendamment du fait que ce sont des arbres. Des modèles de ce type, que ce soit sous forme discrète (modèles matriciels de type LESLIE...) ou continue (modèles de type LOTKA VOLTERRA...), ont contribué grandement aux progrès de l'écologie théorique. Ainsi, par exemple, l'analyse mathématique du modèle de compétition de LOTKA VOLTERRA :

$$\frac{dx}{dt} = ax(1-bx-cy)$$

$$\frac{dy}{dt} = dy(1-ex-fy)$$

permet-elle de montrer que des faibles coefficients de compétition interspécifique (coefficients *c* et *e*) sont des facteurs favorables à la coexistence (BARBAULT, 1992). Ces équations nous aident donc à mieux comprendre sans être pour autant des "équations fondamentales des écosystèmes", au sens où

$$\vec{F} = m\,\vec{\Gamma}$$

est une équation fondamentale de la physique[1].

MODÈLES DE CONNAISSANCE

Un *modèle de connaissance* tentera d'intégrer tout ou partie la connaissance que nous avons. Il traduira en équations mathématiques ce que nous savons de la physiologie de chaque espèce, du mode de dissémination des graines, des données climatologiques etc... Si par chance nos connaissances du phénomène étaient parfaites et si l'ordinateur était assez puissant pour les simuler, nous disposerions d'un outil de prédiction. C'est ce qui se passe en mécanique rationnelle où la loi de l'attraction universelle et la loi fondamentale de la dynamique, lois "parfaites" pour des faibles vitesses, simulées sur des ordinateurs puissants, permettent de prédire avec une quasi perfection la trajectoire d'une fusée[2]. L'écologie des systèmes forestiers est encore loin de ces performances, à supposer même que les limitations intrinsèques à la théorie des systèmes dynamiques[3] (effet de dépendance sensible par rapport aux conditions initiales) nous autorisent à envisager de les égaler un jour. Pourtant un modèle *de connaissance*, même imparfait, a son utilité. D'une part il oblige à formaliser mathématiquement des arguments qui, exprimés dans la langue naturelle, peuvent s'appuyer sur des glissements de sens dès qu'ils deviennent un peu compliqués (LOBRY, 1993), d'autre part les exigences de précision de la prédiction en écologie ne sont pas celles de la navigation spatiale !

SIMULATION DES MODÈLES DE PENSÉE

Les *modèles de pensée* permettent, grâce à leur caricature extrême de la réalité, d'accéder par le raisonnement mathématique à certains mécanismes de base. Toutefois il arrive que le fonctionnement d'un modèle, même minimal, échappe à notre compréhension immédiate. Ainsi c'était le cas il y a une vingtaine d'années pour le plus simple des modèles récurrents non linéaires :

$$x(t+1) = a\,x(t)(1-x(t))$$

La richesse du comportement de ces itérations avait été soupçonnée au début de ce siècle par le mathématicien JULIA mais seules les expérimentations, rendues possibles dans les années soixante-dix par l'introduction de l'ordinateur individuel, ont permis l'émergence d'une théorie qui en rende compte : la théorie mathématique du chaos déterministe, qui a été largement médiatisée. En même temps que se développait cette théorie, l'objet "suite-récurrente-tournant-sur-un-ordinateur", c'est-à-dire un *modèle de pensée simulé*, permettant d'expérimenter des idées, devenait un outil précieux d'aide à la conceptualisation dans divers domaines de la physique mais aussi de l'écologie théorique à la suite du célèbre article de MAY (1977) : "*Simple mathematical models with very complicated dynamics*".

MODÉLISATION DE LA DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE D'UNE FORÊT

Pour fixer les idées nous avons choisi une forêt mono spécifique, mais au degré d'abstraction où nous nous plaçons toute croissance végétale considérée dans son extension spatiale est concernée.

(1) La force est égale à la masse que multiplie l'accélération.

Source : MNHN

UNE STRUCTURATION SPATIO-TEMPORELLE

La forêt pose le problème de son "fonctionnement" :

- Comment expliquer la diversité de ses espèces et leur rôle dans l'écosystème ?
- Certaines espèces sont-elles interchangeables ?
- Peut-on "résumer" le système en quelques paramètres ?
- Quel degré de perturbation le système peut-il supporter ?

Que ce soit à l'échelle de l'are (chablis), de l'hectare (coupes forestières), du kilomètre carré et du continent (forêt refuge) la nécessité de la compréhension du lien entre la dynamique individuelle des espèces et les phénomènes de nature spatiale tels que la dissémination des graines ou la compétition pour l'espace, ne fait pas de doute.

L'expérimentation sur des *modèles de pensée* doit aider à y parvenir.

LES AUTOMATES CELLULAIRES

Le modèle mathématique le plus simple permettant de parler de structuration spatio-temporelle est celui de l'automate cellulaire. Dans ce modèle le plan est quadrillé en cellules élémentaires notées $C_{i,j}$ et chaque cellule peut se trouver dans des états particuliers, au minimum 2, désignés par les nombres 0, 1,...., N-1. À chaque instant l'état de chaque cellule change selon une règle fixée une fois pour toutes :

$$C_{i,j}(t+1) = F\{C_{k,l}; k, l \in V(i,j)\}.$$

où la formule signifie que l'état de $C_{i,j}$ à l'instant suivant dépend des états d'un certain nombre de cellules (les cellules $C_{k,l}$ appartenant à un voisinage de $C_{i,j}$ défini par les indices $V(i, j)$). Les automates cellulaires ont été introduits par VON NEUMAN, et rendus célèbres par le jeu de la vie de CONWAY. Ils ont permis, entre la fin des années soixante-dix et le début des années quatre-vingt, d'éclaircir certains phénomènes de structuration spatio-temporelle observés dans des domaines naturels variés. On pourra consulter AUGER (1995) pour une introduction efficace à ce sujet. Les automates cellulaires ne sont pas la seule manière de représenter des systèmes dynamiques ayant une extension spatiale. Ainsi en mécanique et en thermodynamique la théorie des équations aux dérivées partielles est-elle l'outil privilégié pour comprendre et décrire les mécanismes de propagation des ondes ou de diffusion de la chaleur. L'avantage de l'approche par automate cellulaire est qu'elle ne nécessite pas un cadre mathématique abstrait important. Seule la compréhension de ce qu'est une suite récurrente est nécessaire.

Nous allons exposer rapidement dans le paragraphe suivant les grandes lignes de l'usage qui a été fait des automates cellulaires dans l'élaboration d'une théorie des "milieux excitables". Nous nous inspirerons ensuite (paragraphe 3) de cette théorie pour introduire un type d'automate ayant quelques rapports avec une forêt.

Alors que cet article était terminé, nous avons eu connaissance de l'article "A model for the Mosaic-Cycle Concept" (WISSEL, 1991) avec lequel il présente de fortes ressemblances sans toutefois faire double emploi. Nous y reviendrons dans la conclusion.

UNE THÉORIE DES MILIEUX EXCITABLES

(d'après WINFREE, 1974 et 1980 ; ALLOUCHE & REDER, 1982 ; LOBRY 1982 ; REDER, 1984)

TROIS SITUATIONS DE MORPHOGENESE[4]

La réaction chimique de BÉLOUSOV-ZHABOTINSKY-ZAIKIN effectuée en milieu bidimensionnel (couche mince dans un bûcher) fait apparaître de façon parfaitement reproductible des figures en spirale qui se ferment suivant des cercles.

La propagation du potentiel d'action dans un muscle peut s'effectuer selon des vagues spiralées.

Des organismes unicellulaires : *Dictyostelium discoideum*, en cas de carence en nourriture, s'organisent selon des formes similaires.

Ce que ces trois exemples ont en commun de remarquable est que le milieu spatial de départ est, à des défauts près, parfaitement homogène. Le problème et donc d'expliquer la formation de la structuration spatiale uniquement à partir d'une dynamique locale identique en tout point de l'espace.

LE MÉCANISME D'EXCITABILITÉ

Réaction BZZ

L'observation de la réaction en phase homogène met en évidence le phénomène d'excitabilité suivant. À l'équilibre un des composants, la substance A possède une concentration $x(t)$ égale à a. Si on ajoute de la substance A de manière à ce que la concentration dépasse un seuil $a + h$ on constate une augmentation rapide et importante de la concentration de A suivie d'un retour lent à l'équilibre (FIG. 1).

Potentiel d'action

La différence de potentiel en un point de certaines membranes (cellules nerveuses en particulier) fait apparaître le même phénomène de large excursion et de retour vers un équilibre lorsqu'un certain seuil est dépassé (FIG. 1).

Source : MNHN

Dictyostelium discoideum

Les organismes sécrètent une substance chimique en grande quantité dès qu'ils sont sollicités par cette même substance (FIG. 1)

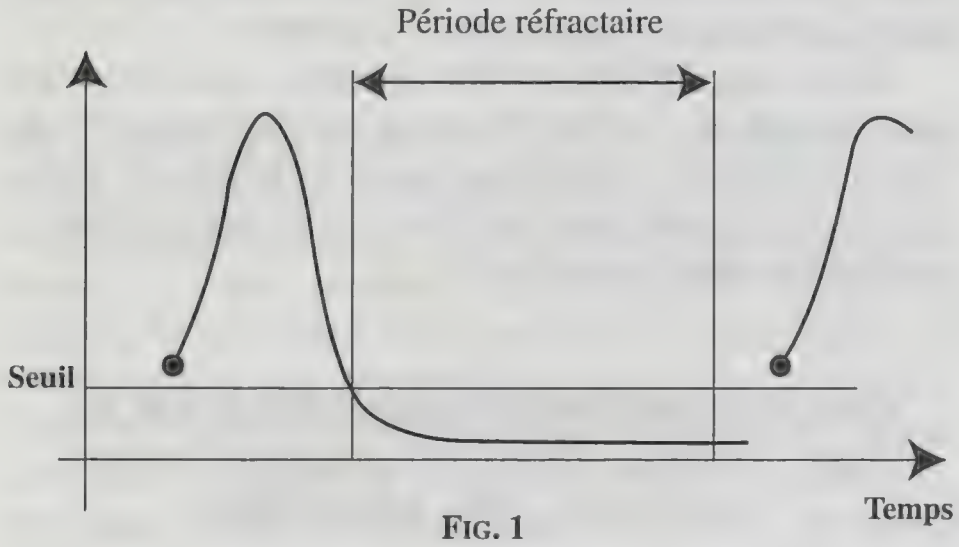


FIG. 1

La propagation

Dans les trois cas la "substance" en cause (concentration chimique de A, potentiel électrique, signal chimique) se "propage" de proche en proche, par diffusion ou par contact et est responsable de la "morphogenèse" (TURING, 1952).

UN MODELE MÉTAPHORIQUE : L'HERBE QUI BRÛLE

Prenons un brin d'herbe sèche. En dessous d'une certaine température il ne brûle pas. Au dessus il s'enflamme. La variable *température du brin*, se comporte comme les variables évoquées ci dessus : pour une température seuil le brin s'enflamme et il faut attendre un certain temps (assez pour que l'herbe repousse et jaunisse) pour qu'il puisse s'enflammer à nouveau. Une prairie, c'est-à-dire une juxtaposition de brins d'herbe, est un milieu excitable. Nous avons l'expérience des feux d'herbe. Un front de flamme se propage laissant derrière lui de l'herbe brûlée. Si on attend assez longtemps l'herbe brûlée est remplacée par de l'herbe nouvelle puis de l'herbe sèche et le cycle peut recommencer à condition que le feu soit à nouveau allumé. Nous voyons tout de suite que si l'herbe est répartie sur un milieu à une dimension formant un anneau, la couronne d'un volcan ou d'un atoll, si la longueur de l'anneau est assez grande pour que l'herbe ait le temps de repousser[5] nous pouvons avoir un feu éternel qui se propage en tournant (FIG. 2).

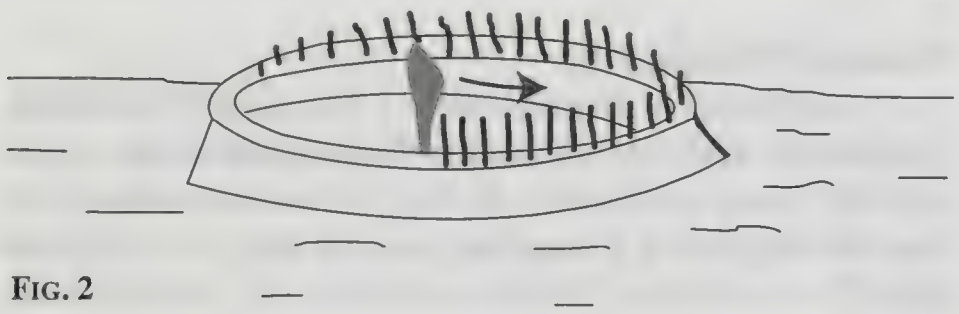


FIG. 2

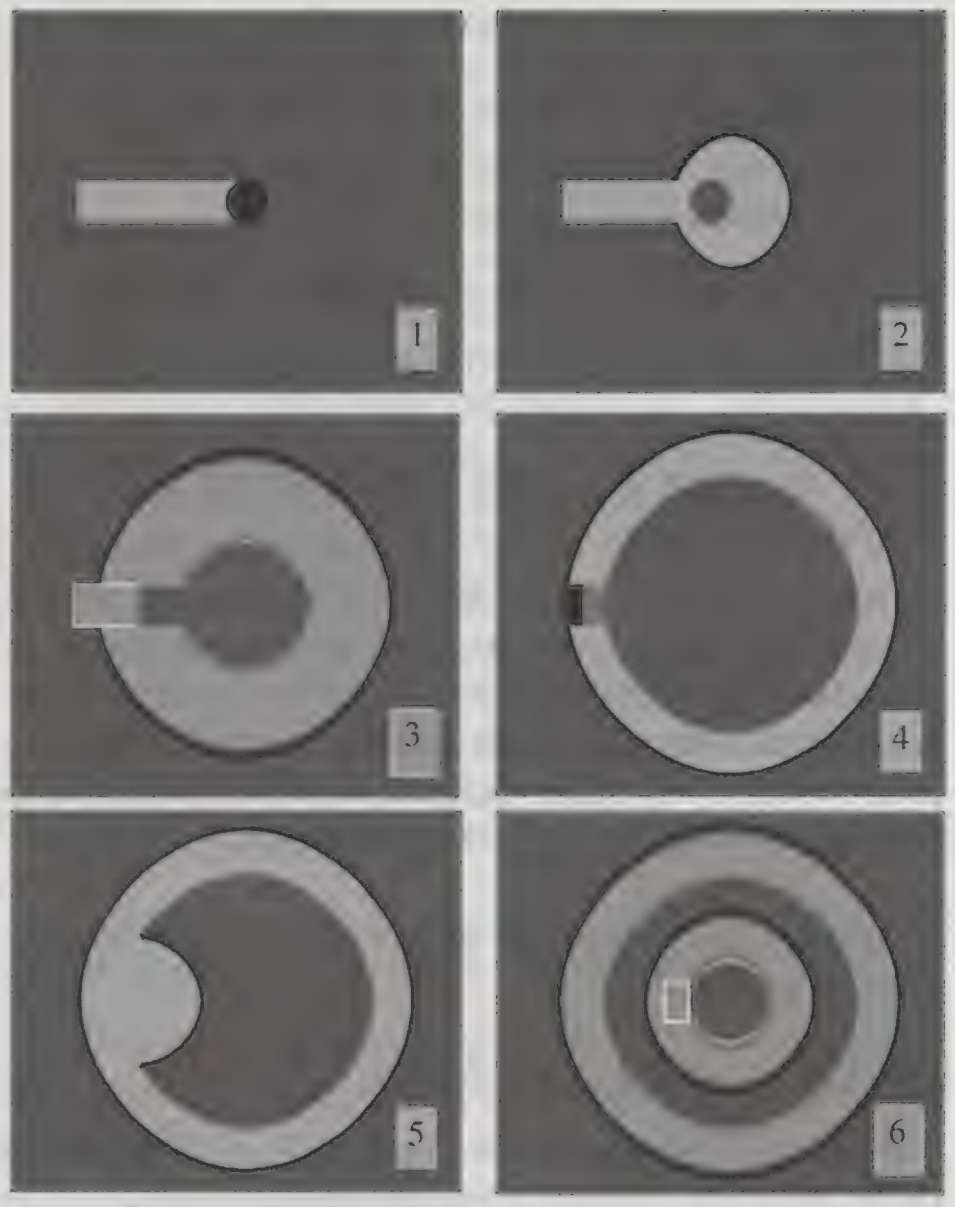


FIG. 3

La Figure 3 nous montre comment après avoir débroussaillé convenablement, un feu pourrait être entretenu éternellement sur une prairie à deux dimensions. Sur le premier dessin le rectangle vert représente l'herbe d'une prairie, supposée illimitée au-delà du rectangle, et à l'intérieur, le rectangle gris représente une surface où l'herbe a été coupée. On met le feu à l'herbe sur la partie droite de ce rectangle. Le feu se propage vers la droite tandis que l'herbe commence à repousser sur la partie désherbée. Les dessins 2 et 3 montrent l'évolution de la partie brûlée : le grand cercle gris dont le bord est un front de flammes, et de l'herbe qui repousse : le petit domaine vert à l'intérieur. Le dessin 4 montre que le front de flamme peut se trouver juste au contact d'herbe nouvelle et recommuniquer le feu à l'intérieur, comme indiqué sur le dessin 5, feu qui se propagera à nouveau sur la partie repoussée comme indiqué sur le dessin 6.

Cette petite métaphore, malgré sa simplicité, fait apparaître une relation essentielle entre la dynamique temporelle (durée du cycle, vitesse de propagation) et la dimension spatiale (longueur de l'anneau, longueur du débroussaillage). La métaphore de l'herbe, par sa référence à une expérience commune, nous indique quels mécanismes sont peut être à l'origine des structurations observées. Mais elle ne permet pas de répondre à la question essentielle suivante : en dehors des conditions initiales très spéciales envisagées ci dessus, que se passe-

Source : MNHN

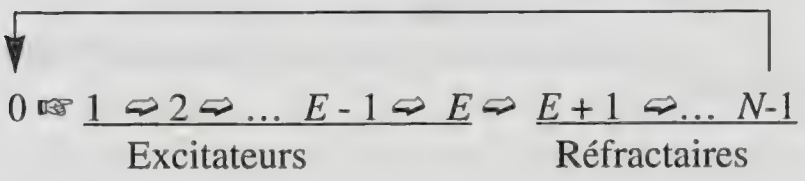
t-il ? Un modèle du type automate cellulaire permet d'aller un peu plus loin.

UN MODELE DE MILIEU EXCITABLE

L'automate cellulaire de WIENER-ROSENBLUETH

La création du modèle de milieu excitable par automate cellulaire est attribué à WIENER & ROSENBLUETH (1946) ; le modèle a été repris dans une série d'articles (GREENBERG & HASTINGS (1978), GREENBERG, HASSARD & HASTINGS (1978), GREENBERG, GREENE & HASTINGS (1980) dont les résultats ont été étendus et affinés par ALLOUCHE & REDER (1982). Ce sont ces derniers résultats qui sont exposés ici.

La dynamique temporelle est symbolisée par les instructions suivantes :



L'état 0 est l'état neutre
Les états 1, 2, ... , E sont les états excitateurs,
Les états E+1, E+2, ..., N–1 sont les états réfractaires.

Le plan est quadrillé en cellules, chaque cellule est notée $C_{i,j}$, elle est entourée de ses 4 voisines $C_{i,\,j-1}$, $C_{i,j+1}$, $C_{i-1,j}$, $C_{i+1,\,j}$ comme indiqué sur la Figure 4.

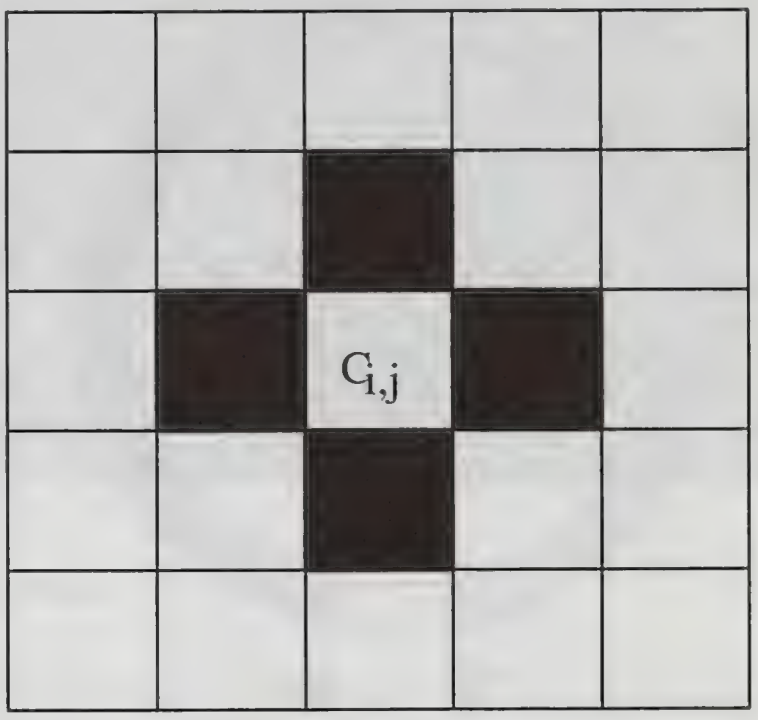


FIG. 4

La règle de passage est la suivante :

$$C_{i,j}(t+1) = CC_{i,j}(t) + 1 \quad \text{si} \quad 0 < C_{i,j}(t) < N\text{-}1$$

$$C_{i,j}(t+1) = 0 \quad \text{si} \quad C_{i,j}(t) = N\text{-}1$$

$$C_{i,j}(t+1) = 1 \quad \text{si} \quad C_{i,j}(t) = 0 \text{ et un des voisins au moins est dans un état excitateur}$$

$$C_{i,j}(t+1) = 0 \quad \text{si} \quad C_{i,j}(t) = 0 \text{ et aucun des voisins n'est dans un état excitateur}$$

Les résultats de ALLOUCHE-REDER

Allouche et Reder (1982a, 1982b) établissent le résultat suivant :

Théorème 1 : *Si, et seulement si, le nombre E d'états excitateurs est supérieur ou égal à deux, pour toute condition initiale, après un transitoire, toutes les solutions sont périodiques de période N.*

Plus précisément, pour toute condition initiale telle qu'à l'extérieur d'un rectangle R tous les états soient neutres, à l'extérieur de tout rectangle contenant R et ses cellules voisines, après un transitoire, l'état d'une cellule est soit définitivement égal 0 (neutre), soit parcourt régulièrement le cycle 0, 1, 2... N-1, 0, 1,... N-1, 0, 1,... Du point de vue spatial on observe des fronts d'onde fermés.

Des exemples de ces structurations sont donnés sur les figures Figure 5 et Figure 6.

• Ce résultat est un résultat mathématique, il n'est par la simple observation du fonctionnement de l'automate sur un ordinateur. Mais il a été deviné à la suite de nombreuses simulations qui ne faisaient apparaître que ces deux possibilités. Notons que la certitude que la dynamique spatio-temporelle est de période n après un certain transitoire ne peut pas être acquise par une exploration exhaustive de toutes les conditions initiales possibles. En effet ces dernières sont au nombre fantastiquement grand de :

$$n^{10\,000}$$

Source : MNHN

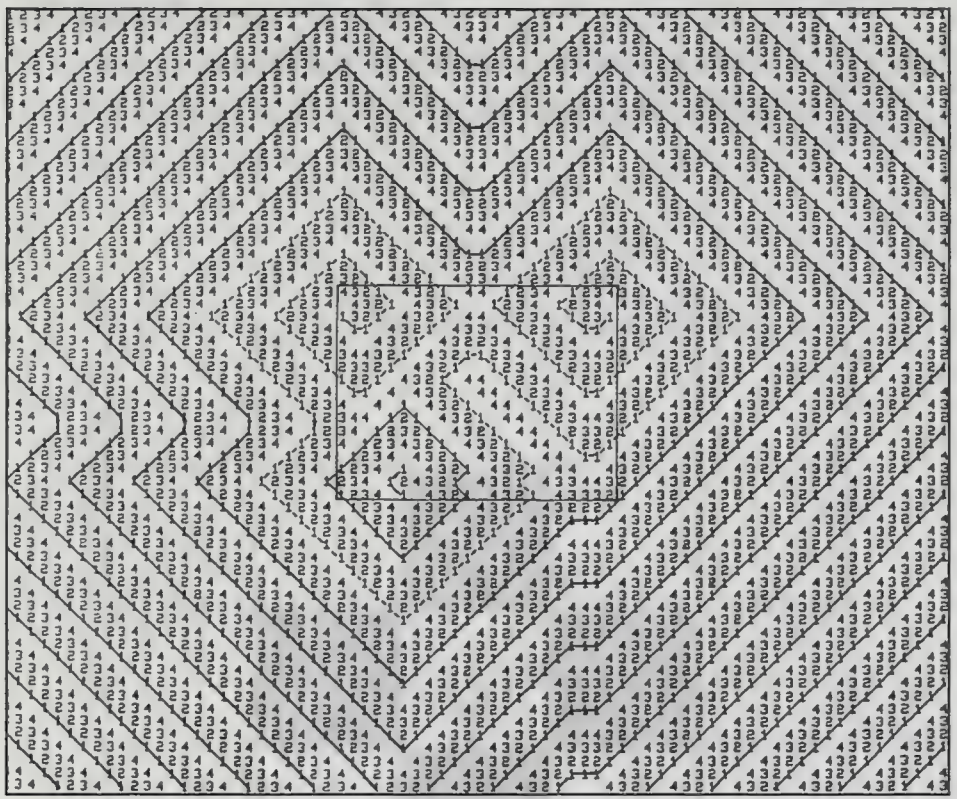


FIG. 5

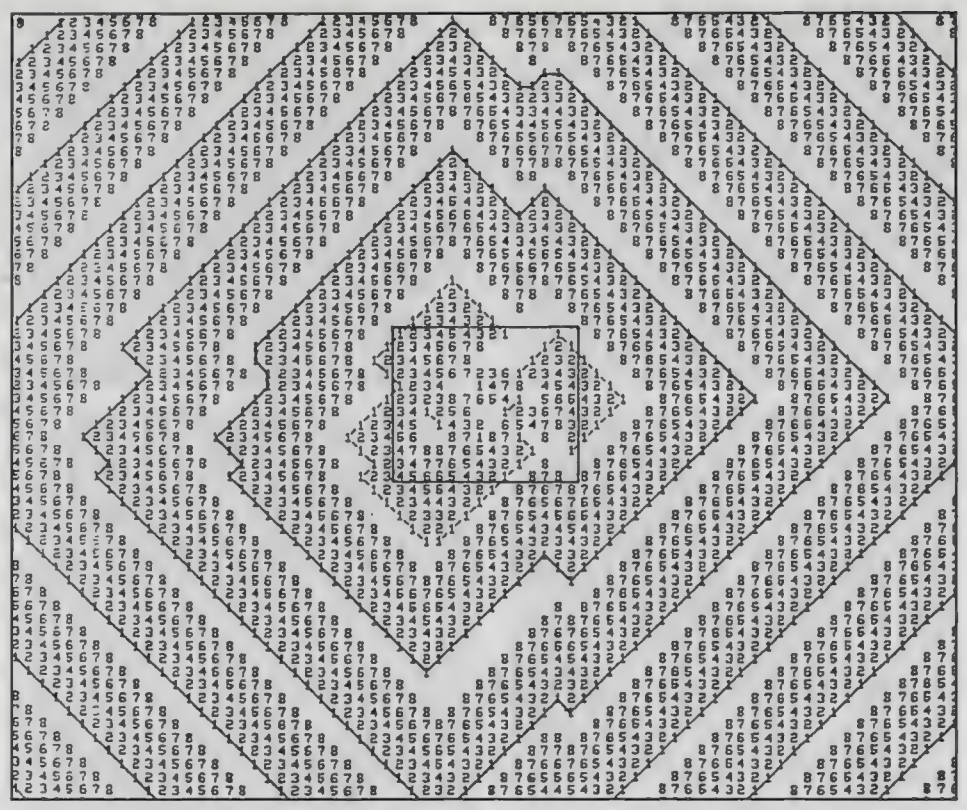


FIG. 6

d'après Allouche et Reder (1982b).

• Ce n'est pas un résultat évident. Sa démonstration demande une vingtaine de pages d'analyse combinatoire subtile et de plus il est faux pour E = 1 ainsi que sur un espace non plan en forme de tore[6].

• Il nous indique que, à condition de l'observer à une échelle telle que la perturbation initiale apparaisse comme infiniment petite, un milieu excitable ne peut produire que des ondes fermées sur elles-mêmes. Elles sont une conséquence nécessaire de la structure de l'espace temps et du type de la dynamique considérée, tout à fait indépendante de la nature physique du milieu de propagation et du mécanisme particulier : Électrique, chimique ou biologique. C'est ce qui explique des structurations spatiales semblables pour des phénomènes de nature très différente comme les contractions du muscle cardiaque, des réactions chimiques ou le comportement social de micro-organismes.

Le problème de l'anisotropie

Le défaut de ce modèle est de provoquer une anisotropie dans la propagation liée, au mode de pavage du plan choisi. Un pavage hexagonal produira un autre type d'anisotropie. Rétablir l'isotropie pose des problèmes qui peuvent être résolus de diverses manières qui toutes ont pour effet de compliquer la simplicité de la dynamique de départ. On peut introduire des "lois de conservations", comme les physiciens qui étudient des gaz sur réseau, on peut passer à des variables continues (équations de diffusion réaction) ou encore introduire des règles de troncature particulières (LOBRY & REDER, 1984). Une solution intéressante dans l'optique d'une modélisation de dynamique forestière est de considérer un automate dont les cellules, au lieu de former un réseau régulier, sont disposées aléatoirement. Sans qu'une théorie de ce type d'automate soit faite, les simulations produites par MARKUS & SCHEPERS (1993) montrent que la distribution aléatoire des cellules conserve apparemment les propriétés de l'automate à cellules régulièrement disposées, tout en fournissant l'isotropie désirée. On peut aussi considérer des automates dont le réseau de connexion n'est pas déterministe mais aléatoire ainsi que des automates qui ne sont plus déterministes. Ce point ne sera pas abordé dans cet article.

MODÈLE POUR LA STRUCTURATION SPATIALE D'UNE FORÊT

Une forêt n'est pas un milieu parfaitement homogène et isotrope. Si elle est monospécifique la taille des arbres peut varier d'un point à l'autre, si elle est plurispécifique la répartition des espèces peut varier... Les causes de ces variations sont multiples. Les exemples précédents nous ont montrés comment un substrat parfaitement homogène pouvait se structurer à partir d'une petite perturbation initiale. Dans quelle mesure une forêt idéale (caricaturale !) poussant sur un sol parfaitement constant, soumise à des conditions climatiques identiques en tout point, peut-elle se structurer elle aussi ? Une réponse à ce type de question peut nous aider, sur le terrain, à distinguer ce qui revient à des variations locales de l'environnement, de ce qui revient à la dynamique propre des espèces.

Exemple : Modèle d'étude le la structuration d'une forêt monospécifique.

Source : MNHN

L'objet idéal

La Figure 7 montre une espèce qui grandit à partir d'une graine ; huit stades sont retenus, les stades 4 et 5 étant reproducteurs, les graines tombant à une distance fixe du tronc. Le plan est quadrillé en sites susceptibles de recueillir un arbre au plus. Un site vide contigu à un site portant un arbre au stade reproducteur donne naissance à un arbre au stade 1.

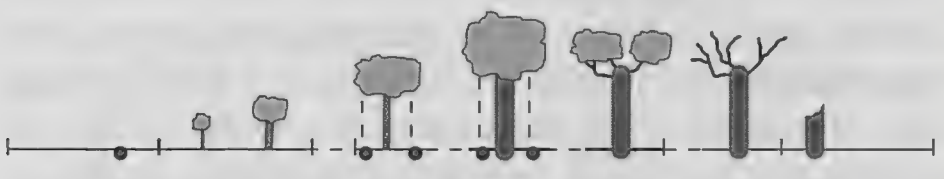
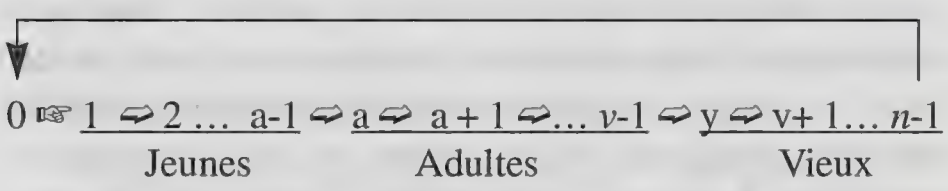


FIG. 7.– L'objet idéal

L'automate cellulaire associé

Sa dynamique peut être symbolisée ainsi :



Le carré, que nous appellerons par la suite le *terrain* de l'automate, est quadrillé en cellules notées ci,j. Chaque cellule peut être en les états :

0	Symbolise une place vide.
1,2, … *a*-1	Symbolisent la graine dans le sol, la plantule de plus en plus grande.
a, *a*+1, …, *v*-1	Symbolisent les adules reproducteurs.
v, *v*+1, …, *n*-1	Symbolisent les arbres vieux ou morts qui occupent une place.

L'ensemble de ces états ([0 ;*n*-1]) sera nommé *E*. Les règles de passage sont les suivantes :

$C_{i,j}(t+1) = C_{i,j}(t) + 1$	Si $0 < C_{i,j}(t) < n - 1$
$C_{i,j}(t+1) = 0$	Si $C_{i,j}(t) = n - 1$
$C_{i,j}(t+1) = 1$	Si $C_{i,j}(t) = 0$ et un des voisins au moins est adulte
$C_{i,j}(t+1) = 0$	Si $C_{i,j}(t) = 0$ et aucun des voisins n'est adulte

Afin de résumer cette règle, on écrira :

$$C_{i,j}(t+1) = Tr(C_{i,j}(t+1))$$

où *Tr* est appelée *fonction de transition.*

On remarque que cette règle de transition est une petite généralisation de la règle de l'automate étudié par ALLOUCHE & REDER. Il suffit que $a = 1$ (pas de jeune) pour retrouver ce dernier.

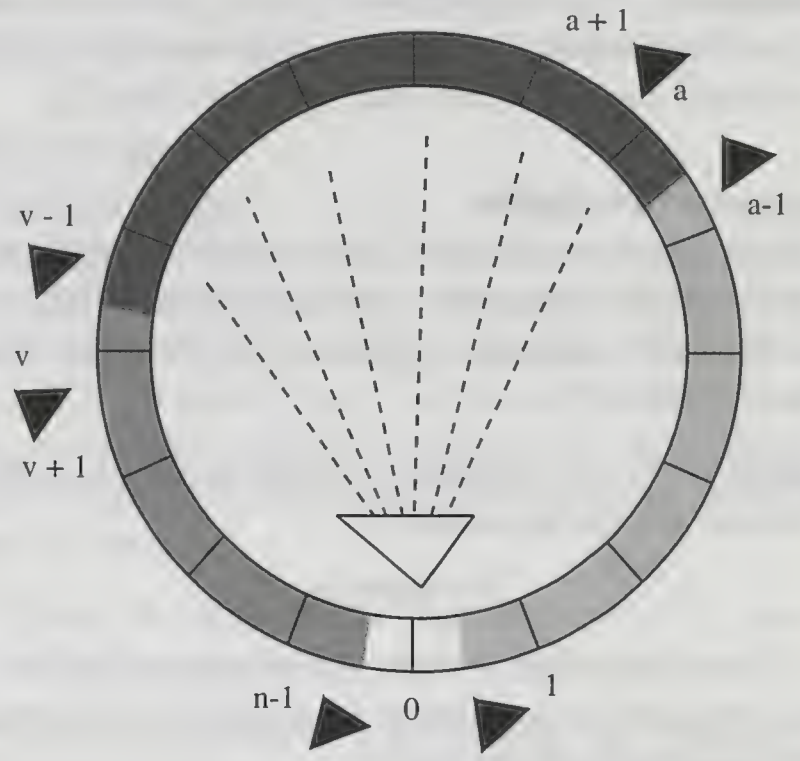


FIG. 8

APPROCHE THÉORIQUE

Nous nous sommes posé la question de savoir si, après un transitoire, toute condition initiale conduisait à une succession temporelle de période égale à *n* ce qui revient à dire qu'en tout point de l'espace, chaque fois qu'un arbre disparaît à la fin de son cycle de vie il est remplacé immédiatement par une graine qui redonne un arbre et ainsi de suite. Un tel résultat pourrait se dire de façon imagée : Une forêt composée d'individus de durée de vie exactement égale à *n* finit par se reproduire égale à elle-même toutes les *n* unités de temps. Nous savons, d'après le théorème d'ALLOUCHE & REDER que ceci est vrai dans le cas $a = 1$ et $v > 2$ (c'est-à-dire pas de jeunes et au moins deux adultes).

Les seuls résultats théoriques que nous ayons établis pour l'instant sont partiels, la rédaction de leurs démonstrations fait l'objet d'un travail en cours. Mais avant de les découvrir, présentons quelques notions indispensables à la compréhension de ce qui suit.

Définition 1 : *Un état du terrain est une application* U *qui à chaque cellule du terrain fait correspondre un élément de* E.

Définition 2 : *Une suite* $(U(.,t))_{t\in N}$ *d'états du terrain est une trajectoire de l'automate si elle est définie de la façon suivante :* $\forall c \in T, \forall t \in N$:

Source : MNHN

U(c,0) *est donné : c'est l'état initial.*
U(c,t+1) = Tr(U(c,t))

Une trajectoire de notre automate est en fait une suite d'états du terrain étant donnés une condition initiale et la règle de transition exposée plus haut.

Définition 3 : *Une trajectoire* $(U(.,t))_{t\in N}$ *de notre automate est dite* ***vivante*** *si et seulement si aucun de ces états* U(.,t) *n'est l'état nul (toutes les cellules en l'état 0).*

L'automate bi-cellulaire

Nous avons tout d'abord étudié notre automate réduit à sa plus simple expression : seulement deux cellules vérifiant les règles exposées ci-dessus. Le principal résultat obtenu est celui-ci :

Résultat 1 : *Si une trajectoire de l'automate bi-cellulaire est vivante, elle est de période*

$$p = max(2a, n).$$

C'est-à-dire que les trajectoires vivantes sont de période n quand a est inférieur à $n/2$, et dès que a dépasse $n/2$, elles sont de période $2a$.

De plus, l'étude des conditions initiales (réduites sans pertes de généralité à celle des couples $(0, x)$ avec $x \neq 0$) nous permet de savoir quelles sont celles qui donnent lieu à des trajectoires vivantes (FIG. 9).

- Lorsque nous nous trouvons dans la première zone, c'est-à-dire $v \leq n/2$, toutes les trajectoires meurent.
- Dans la deuxième zone, c'est-à-dire $v > n/2$ et $a \leq n - v$, les seules trajectoires vivantes sont celles issues des conditions initiales $(0, x)$, avec $x \in [n-v+1 ; v-1]$.
- Pour la troisième zone, c'est-à-dire $v > n/2$ et $a > n-v$, toutes les trajectoires sont vivantes, sauf bien sûr les trajectoires $(0, x)$, avec x un état vieux.

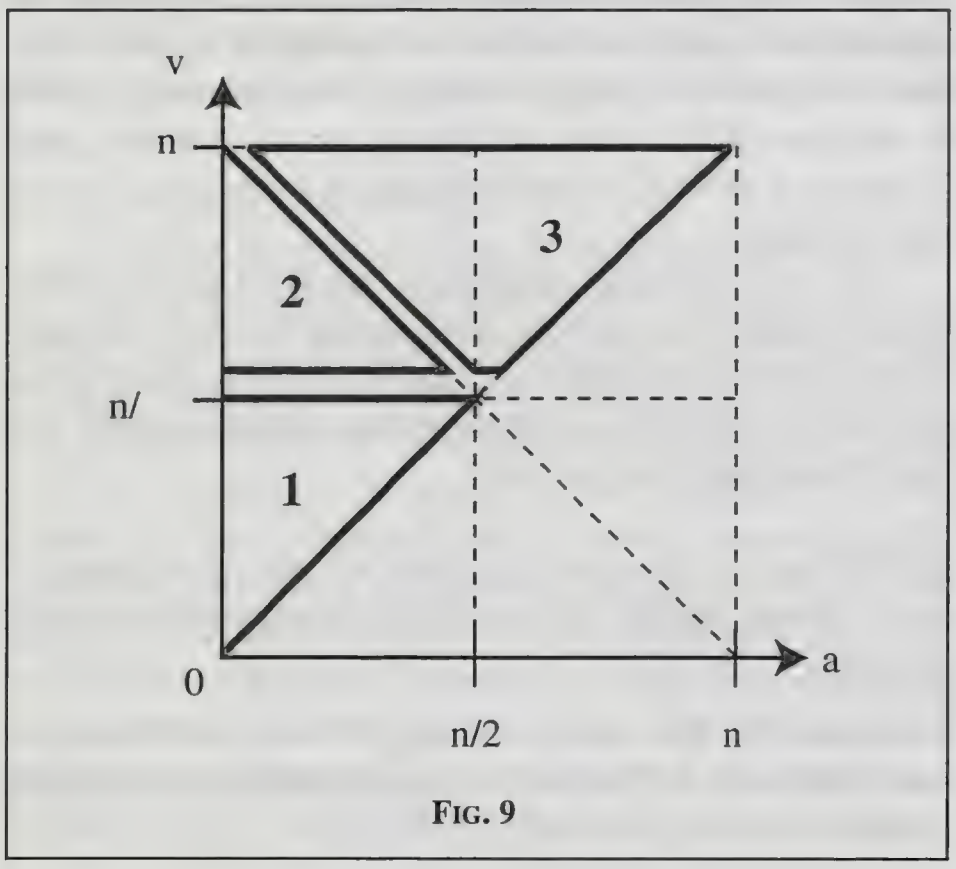


FIG. 9

La zone **3** détermine donc la configuration des paramètres donnant le plus de trajectoires vivantes.

Nous pouvons appliquer ces résultats à l'automate à deux dimensions. En effet, dans la condition initiale, chaque couple de cellules voisines va se comporter comme décrit ci-dessus. Mais leur comportement ne sera imperturbable par l'environnement que si $a \leq n/2$, c'est-à-dire seulement si les trajectoires bi-cellulaires sont n-périodiques. Autrement, les paires éventuellement formées pourront être "mangées" par d'autres structures n-périodiques, et les structurations spatiales obtenues pourront être très différentes.

Les cycles n-périodiques

En simulant notre automate, nous pouvons observer qu'en général, les trajectoires sont de période n, sauf parfois lorsque l'on a seulement un, deux voire trois excitateurs. La période n possède un statut particulier ; en effet, lorsqu'un groupe de cellules adopte un fonctionnement n-périodique, il devient imperturbable : c'est-à-dire que chacune de ses cellules en l'état neutre passe à l'étape suivante en 1, et les cellules extérieures au groupe ne peuvent donc pas en modifier le comportement. Au contraire, un groupe de cellules de période supérieure à n (une cellule ne peut pas être de période inférieure à n car le cycle d'une cellule comporte au moins n étapes) présente forcément un point faible : des cellules à l'état neutre, non excitées, qui pourraient l'être par une cellule extérieure au groupe ; la vie de notre groupe de cellules serait alors modifiée. D'où le résultat suivant :

Résultat 2 : *Si lors d'une trajectoire de notre automate, un groupe de cellules (au moins deux) devient* n*-périodique, toutes les cellules le deviendront (résultat démontré formellement par ailleurs).*

Mais parfois, la période n n'apparaît pas. Afin de comprendre ce phénomène, nous allons considérer les trajectoires n-périodiques.

Prenons un état de la période d'un automate n-périodique. Quand une de ses cellules est en zéro, une de ses voisines l'excite (période n). Au bout de n pas de temps, la même voisine sera excitatrice. Choisissons une cellule dans l'état neutre, et une de ses voisines excitatrices. Appelons déphasage entre ces deux cellules l'état de celle-ci. Quand cette cellule se trouve à son tour dans l'état neutre, elle possède une voisine excitatrice, ainsi de suite. Le nombre de cellules étant fini, on retombe forcément sur une cellule déjà rencontrée : nous avons construit un cycle n-périodique. Il est donc indestructible.

Source : MNHN

Résultat 3 : *tout état d'une trajectoire* n-*périodique contient au moins un cycle* n-*périodique.*

Nous avons pu aussi déterminer une longueur minimum pour ces cycles, un entier q_{min} tel que tout cycle n-périodique contienne au moins q_{min} cellules, dans le cas où l'on a un seul excitateur.

Résultat 4 :

$$q_{min} = \begin{cases} \dfrac{n}{PGCD(n, a)} & \text{si } n \text{ est pair} \\ 2 \times \dfrac{n}{PGCD(n, a)} & \text{sinon} \end{cases}$$

Plus la taille du plus petit cycle n-périodique possible sera grande, moins nous aurons de chances d'obtenir une trajectoire n-périodique. Le Tableau I contient les valeurs des q_{min} calculés pour tous les a (nous n'avons ici qu'un seul excitateur), avec n variant de 1 à 16.
Pour conclure, les considérations précédentes nous permettent de penser que nous observerons des périodes de n itérations dans les conditions suivantes :

- Dans le cas d'un seul excitateur, il faut que q_{min} soit petit. En effet, si le nombre minimum de cellules constituant un cycle de période n est petit, nous aurons plus de chance d'en voir se former.
- Lorsqu'il y a au moins deux excitateurs, le nombre de cycle possibles de période n augmente rapidement avec le nombre d'excitateurs. En effet, plus on dispose d'excitateurs, plus il est facile de construire un cycle n-périodique court.
- S'il y a trop d'états neutres dans la condition initiale, la chance de trouver une configuration menant à un cycle n-périodique diminue, ce qui peut mener à une période différente de n (y compris la mort, c'est-à-dire tout le monde en zéro).

TABLEAU I.– Valeurs des q_{min}

n \ a	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
2	2														
3	6	6													
4	4	2	4												
5	10	10	10	10											
6	6	6	2	6	6										
7	14	14	14	14	14	14									
8	8	4	8	2	8	4	8								
9	18	18	6	18	18	6	18	18							
10	10	10	10	10	2	10	10	10	10						
11	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22					
12	12	6	4	6	12	2	12	6	4	6	12				
13	26	26	26	26	26	26	26	26	26	26	26	26			
14	14	14	14	14	14	14	2	14	14	14	14	14	14		
15	30	30	10	30	6	10	30	30	10	6	30	10	30	30	
16	16	8	16	4	16	8	16	2	16	8	16	4	16	8	16

SIMULATIONS

Un premier résultat

Le tableau II décrit une série d'expériences illustrant directement notre propos. Les conditions initiales sont les mêmes pour les quatre jeux de paramètres : Tous les états sont uniformément répartis sur le terrain. La figure 10 nous montre un exemple pour chaque jeu de paramètres : chaque image est un état appartenant à la partie périodique de la trajectoire.

- Dans la première configuration (a = 3), des cycles de longueur 4 peuvent se former.
- Pour la suivante (a = 4), ce sont des cycles de longueur 6, plus rares : le transitoire est plus long, mais la période est la même : n = 12.

TABLEAU II.

a	*v*	*n*	*q = nk/a*	q_{min}	Période
3	4	12	4k	4	12
4	5	12	3k	6	12
5	6	12	12k/5	12	40, 50 ou 80
6	7	12	2k	2	12

Source : MNHN

• Pour le troisième cas ($a = 5$), les cycles n-périodiques possibles contiendraient 12 cellules ; dans ces exemples, il ne s'en forme pas, d'où des périodes de 40, 50 ou 80 itérations, et non pas 12.

• Pour le dernier cas ($a = 6$), des cycles n-périodiques de deux cellules peuvent se former, d'où une période 12 et un transitoire encore plus court que dans les deux premiers cas.

Si on compare les dessins $a = 3$, $a = 4$ et $a = 6$ (ceux de période 12), on remarque que l'échelle de la structuration spatiale grandit avec q_{min}. En effet, si q_{min} est petit, les cycles n-périodiques apparaissent nombreux, et l'on ne distingue pas de structuration spatiale. Par contre, si q_{min} est grand, les cycles n-périodiques sont rares, et une structure spatiale à grande échelle apparaît (FIG. 10).

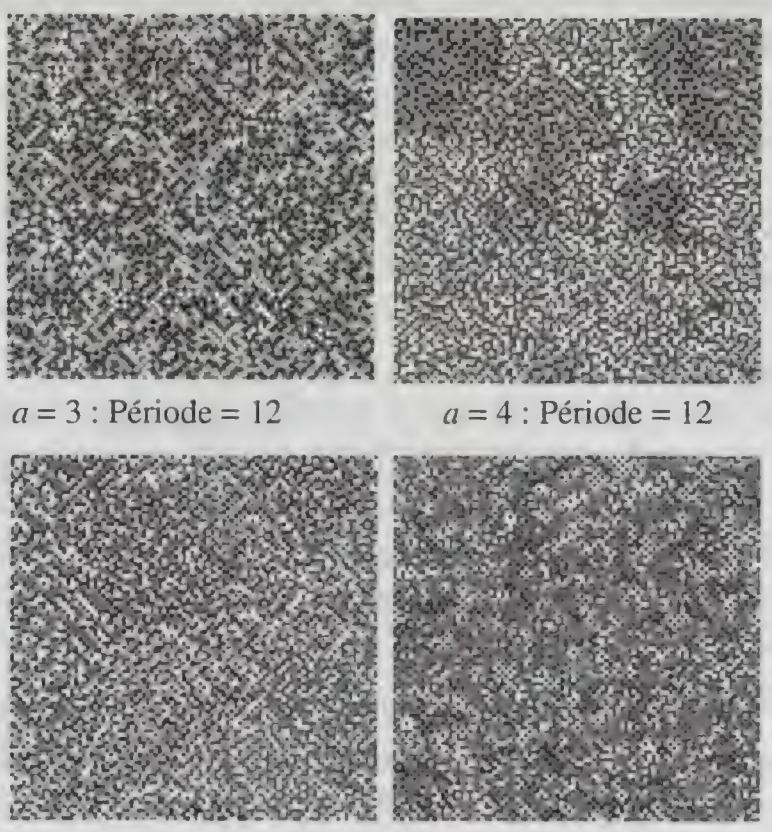


FIG. 10.– $n = 12$. Un seul excitateur.

Résultats plus généraux

Nous avons effectué une campagne d'expérimentation plus systématique, sur un carré de 128 x 128 cellules, avec quarante expériences (quarante conditions initiales différentes) pour chaque configuration de a, v et n (avec $n \in [2 ; 16]$). Les quarante conditions initiales sont réparties en quatre groupes de dix :

• l'état initial de chaque cellule est tiré au hasard dans $[0 ; n - 1]$.

• Un quart des cellules (choisies au hasard) en 0, les autres tirées au hasard dans $[0 ; n\text{-}1]$.

• La moitié en zéro.

• Trois quarts en zéro.

En tout, 27 200 expériences. Les résultats sont résumés dans les tableaux III à tableau XIV. Quelles conclusions pouvons nous en tirer :

• Seuls les cas disposant d'un, deux ou trois excitateurs sont exposés, les autres trajectoires étant toutes de période n, ce qui confirme nos prédictions concernant le nombre d'excitateurs.

• Lorsqu'il y a plus d'un excitateur, nous n'observons plus que très peu de périodes différentes de n.

• Avec un seul excitateur, les peu de périodes différentes de n coïncident à peu prés avec les grands q_{min} (≥ 12) calculés dans le Tableau I.

• Le nombre de périodes n diminue sensiblement lorsque le nombre d'états neutres dans la condition initiale augmente.

TABLEAU III.– États initiaux équirépartis, un seul excitateur.

n \ a	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
2	n														
3	n	n													
4	n	n	n												
5	n	5:16	n	n											
6	n	n	n	n	n										
7	n	7:44	24 : 30	n	7 : 150	36									
8	n	n	8:18	n	n	n	8:42								
9	n	9:40	n	20 : 72	n	n	28	48 : 96							
10	n	n	10:12	32 : 64	n	n	10:42	10 : 176	54 : 108						
11	11: 12	12:24	12	24 : 80	40 : 50	n	56	80	36 : 450	80					
12	n	n	n	n	40 : 80	n	n	n	n	n	88				
13	13:14	28 : 40	30:42	40	30:70	48:60	13:14	80:160	54:108	40	66	96			
14	n	n	14:30	14 : 104	30 : 60	48 : 96	n	n	14 : 72	60 : 100	44	72	104		
15	16	16	n	16	n	48	56 : 70	16	n	n	110	48	78	112 : 140	
16	n	n	16:36	n	50	16 : 84	56 : 70	n	16 : 162	n	66	n	52 : 182	84	120 : 150

Source : MNHN

TABLEAU IV.– Un quart des cellules initialement en zéro, un seul excitateur.

n \ a	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
2	n														
3	n	n													
4	n	n	n												
5	n	5:16	n	5:56											
6	n	n	n	n	n										
7	n	7:60	24:30	n	50	36									
8	n	n	8:18	n	n	n	42								
9	n	28	n	32:40	n	n	28	48:96							
10	n	n	10:42	32	n	n	10:84	32:112	54:108						
11	n	12	12	24:48	40:80	n	56	80	36:450	80:120					
12	n	n	n	n	40:50	n	n	n	n	n	66:88				
13	n	28:40	30:54	40:80	30:70	48:60	13:14	80:160	54:108	40	66	72:168			
14	n	n	14:30	14:136	30:60	48:60	n	n	14:72	100	44	72	78:104		
15	n	16:32	n	16	n	15:48	56:70	15:16	n	n	110:154	48	78	84:112	
16	n	n	16:18	n	50	16:72	56:70	n	16:162	n	66	n	52:286	84	120

TABLEAU V.– La moitié des cellules initialement en zéro, un seul excitateur.

n \ a	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
2	n														
3	n	n													
4	n	n	n												
5	n	12:16	n	5:72											
6	n	n	n	n	n										
7	n	7:60	8:24	n	50	36									
8	n	n	8:18	n	n	n	42								
9	9:10	20:40	n	24:32	n	n	28	48:64							
10	n	n	10:42	24:48	n	n	10:42	32	54:72						
11	11:12	12:24	12	24	30:50	11:12	56	80	36:126	60					
12	n	n	n	n	40	n	n	n	n	12:220	66:88				
13	13:14	28	30:42	40:88	30:60	48:72	13:14	80	54	40	66:110	72:96			
14	n	14:16	30	14:16	30:60	36:72	n	14:128	72	60:100	44	72	78:104		
15	15:16	16:32	n	16	n	16:72	56	15:16	n	n	110:154	48	78	84:112	
16	n	n	18	n	50:110	36	42:56	n	16:162	n	66	n	52:130	84	90:120

TABLEAU VI.– Trois quarts des cellules initialement en zéro, un seul excitateur.

n \ a	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
2	n														
3	n	n													
4	n	n	n												
5	5:6	6:12	n	16											
6	n	n	n	n	6:20										
7	7:8	8	18:24	n	30:60	36									
8	n	n	18	n	n	n	28:98								
9	10	10:32	n	24:32	n	n	28	48							
10	n	10:12	10:12	24	n	n	42:84	32	54:72						
11	12	12	12	24	30:40	n	56	48:80	36	60:100					
12	1:12	n	n	12:56	30:40	n	n	n	n	40	66				
13	1:13	14:16	15:30	16:40	30	36:48	13:14	80	54	40	44:66	72			
14	1:14	16	15:48	16	30	16:48	n	n	72	60:100	44	48:72	78		
15	1:16	16	15:18	16	n	36:48	42:56	15:16	n	n	66:110	48	52:78	84	
16	1:16	n	18	n	20:50	16:36	42:56	n	16:180	n	66	n	52	56:140	90

Source : MNHN

TABLEAU VII.– États initiaux équirépartis, deux excitateurs.

n \ a	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
2	n													
3	n	n												
4	n	n	n											
5	n	n	n	n										
6	n	n	n	n	n									
7	n	n	n	n	n	n								
8	n	n	n	n	n	n	n							
9	n	n	n	n	n	n	n	n						
10	n	n	n	n	n	n	n	n	n					
11	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n				
12	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n			
13	n	n	n	n	13:40	n	n	n	n	n	n	n		
14	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	
15	n	n	n	n	n	15:48	n	n	n	n	n	n	n	n
16	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n

TABLEAU VIII.– Un quart des cellules initialement en zéro, deux excitateurs

n \ a	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
3	n													
4	n	n												
5	n	n	n											
6	n	n	n	n										
7	n	n	n	n	n									
8	n	n	n	n	n	n								
9	n	n	n	n	n	n	n							
10	n	n	n	n	n	n	n	n						
11	n	n	n	n	n	n	n	n	n					
12	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n				
13	n	n	n	n	13:40	n	n	n	n	13:340	13:132			
14	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	14:72		
15	n	n	n	15:16	n	15:48	n	n	n	n	n	n	15:78	
16	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n

TABLEAU IX.– La moitié des cellules initialement en zéro, deux excitateurs.

n \ a	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
3	n													
4	n	n												
5	n	n	n											
6	n	n	n	n										
7	n	n	n	n	n									
8	n	n	n	n	n	n								
9	n	n	n	n	n	n	n							
10	n	n	n	n	n	n	n	n						
11	n	n	n	11:24	n	n	n	n	n					
12	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n				
13	n	n	n	n	40 : 60	n	n	n	n	13:40	13 : 66			
14	n	n	n	n	14:30	n	n	n	n	n	14:44	14 : 72		
15	n	n	n	15:16	n	48	n	n	n	n	n	n	15 : 78	
16	n	n	n	n	n	16:36	n	n	n	n	n	n	n	16 : 84

Source : MNHN

TABLEAU X.– Trois quarts des cellules initialement en zéro, deux excitateurs.

n \ a	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
3	n													
4	n	n												
5	n	n	n											
6	n	n	n	n										
7	n	n	n	n	n									
8	n	n	n	n	n	n								
9	n	n	n	n	n	n	n							
10	n	n	n	n	n	n	n	n						
11	n	n	11:12	11:24	n	n	n	n	11 : 90					
12	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n				
13	n	n	n	n	30 : 40	n	n	n	n	40	66			
14	1:14	n	n	14:16	14:30	n	n	n	n	n	14:44	72		
15	1:15	n	n	15:16	n	36 : 48	n	n	n	n	n	15:48	78	
16	1:16	n	16:18	n	n	16:36	n	n	n	n	16 : 66	n	16:52	84

TABLEAU XI.– États initiaux équirépartis, trois excitateurs.

n \ a	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
4	n												
5	n	n											
6	n	n	n										
7	n	n	n	n									
8	n	n	n	n	n								
9	n	n	n	n	n	n							
10	n	n	n	n	n	n	n						
11	n	n	n	n	n	n	n	n					
12	n	n	n	n	n	n	n	n	n				
13	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n			
14	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n		
15	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	
16	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n

TABLEAU XII.– Un quart des cellules initialement en zéro, trois excitateurs.

n \ a	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
4	n												
5	n	n											
6	n	n	n										
7	n	n	n	n									
8	n	n	n	n	n								
9	n	n	n	n	n	n							
10	n	n	n	n	n	n	n						
11	n	n	n	n	n	n	n	n					
12	n	n	n	n	n	n	n	n	n				
13	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n			
14	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n		
15	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	
16	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n

TABLEAU XIII.– La moitié des cellules initialement en zéro, trois excitateurs.

n \ a	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
4	n												
5	n	n											
6	n	n	n										
7	n	n	n	n									
8	n	n	n	n	n								
9	n	n	n	n	n	n							
10	n	n	n	n	n	n	n						
11	n	n	n	n	n	n	n	n					
12	n	n	n	n	n	n	n	n	n				
13	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n			
14	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n		
15	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	
16	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n

TABLEAU XIV.– Trois quarts des cellules initialement en zéro, trois excitateurs.

n \ a	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
4	n												
5	n	n											
6	n	n	n										
7	n	n	n	n									
8	n	n	n	n	n								
9	n	n	n	n	n	n							
10	n	n	n	n	n	n	n						
11	n	n	n	n	n	n	n	n					
12	n	n	n	n	n	n	n	n	n				
13	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n			
14	n	n	n	14:16	n	n	n	n	n	n	n		
15	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	
16	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n

Source : MNHN

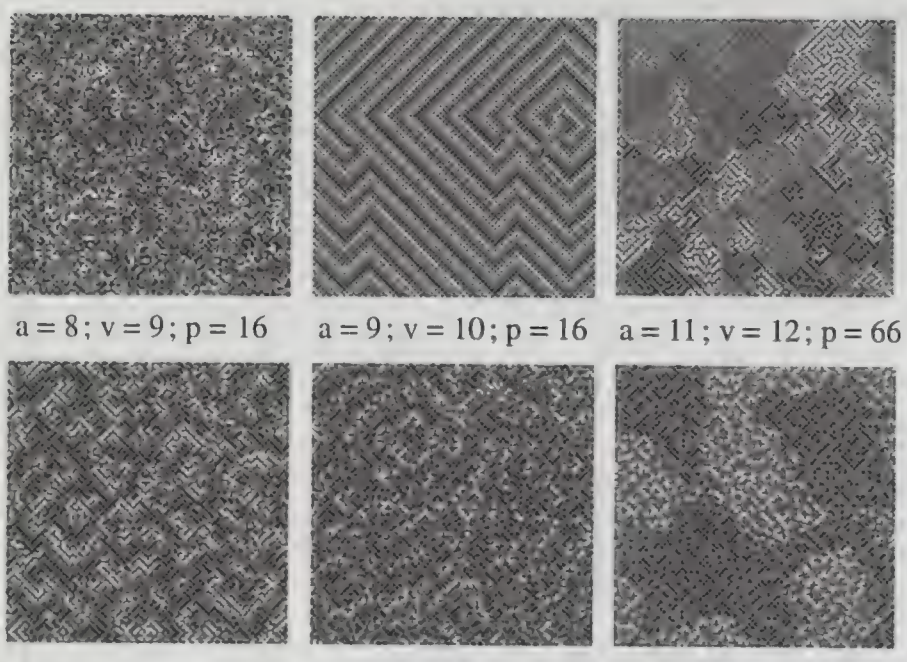


FIG. 11.– Quelques exemples de structurations spatiales.

La Figure 11 nous montre quelques images créées par simulation de notre automate ; ces images sont issues de la partie périodique des trajectoires et n est toujours égal à 16 (p est la période). Nous pouvons constater à quel point les structures spatiales obtenues sont sensibles aux variations des paramètres. Par exemple, entre la première et la seconde image, q_{min} passe de 2 à 16. La première image contient beaucoup de cycles n-périodiques, alors que dans le deuxième cas, il n'a pu s'en former qu'un.

Les résultats des simulations sont en accord avec notre approche théorique de l'automate. Les critères exposés précédemment, sans être complètement ni descriptifs ni explicatifs, nous permettent d'avoir une bonne idée de ce qu'il peut se passer, mais surtout, ils nous permettent de comprendre comment cet automate pourtant simple peut montrer des comportements qualitativement très différents.

CONCLUSION

Dans "A Model for the Mosaic-Cycle Concept" (WISSEL 1991), l'auteur introduit un automate cellulaire qui présente des analogies avec le nôtre. Le terrain est quadrillé en cellules élémentaires. Sur une cellule on considère la succession suivante :

...ouverture (20 ans), bouleau (50 ans), forêt mixte (150 ans), fourrés de hêtres (30 ans), hêtres (250 ans), sénescence (50 ans), ouverture... etc. Cette succession est modélisée sur la base d'un pas de temps de 10 ans en les 55 états :

[1, 2] - [3, 4,...5, 7] - [8, 9,..., 21, 22] - [23, 24, 25] - [26, 27,...49, 50] - [51, 52,...54, 55]

La règle de passage d'un état au suivant est conditionnée par la situation des 8 voisins. D'une manière générale on incrémente d'une unité mais le processus peut être accéléré : par exemple si on est en l'état 1 et qu'un au moins des huit voisins est en un des états [3, 4,...5, 7] on saute directement en 3 (la présence de bouleaux dans le voisinage accélère la colonisation), de même on saute directement en l'état 8 si un des voisins est en l'un des états [8, 9,..., 21, 22].

Contrairement à l'automate que nous avons étudié, certaines règles de passage sont aléatoires. Pour chacun des états [51, 52,...54, 55] il existe une probabilité p de passer à l'état 1 qui traduit le fait qu'un arbre très âgé va disparaître pour laisser place à une ouverture. Dans les simulations on fait appel à un générateur de nombres aléatoires pour décider du passage d'une cellule en un des états [51, 52,...54, 55] à l'état 1.

D'autres règles que nous ne précisons pas spécifient divers faits connus comme la mortalité induite par un ensoleillement excessif causé par une ouverture.

Ch. WISSEL insiste sur sa méthodologie qui est proche de celle que nous avons définie comme étant la méthodologie des modèles de pensée et pose les questions suivantes :

Le cycle de période 55 d'une cellule isolée se retrouve-t-il à l'échelle d'un terrain. La taille du terrain influe-t-elle sur l'amplitude des cycles ? quelle est l'influence des divers paramètres comme les probabilités de retour au stade 1 ?

Des simulations apportent des réponses de diverses natures à ces questions.

Ch. WISSEL se veut en rupture avec des approches modélisatrices plus traditionnelles :

"*...High complex models which try to give a realistic description of whole ecosystem are not discussed here. They contain so many factors with hundreds of parameters that it is impossible to appreciate all the model assumptions. These models cannot give an understanding of the system because it is impossible to assess which detail of the model is responsible for a particular result. In addition they are so developped to describe a very specific sitation only. Therefore, they cannot provide general results. Thus I do not consider these complex models in theoretical ecology... Therefore, simple models are used which do not contain all the details of the system. Only key factors are included which are essential for the particular question under consideration*".

Nous nous reconnaissons parfaitement dans cette approche et pensons que notre travail est complémentaire. Notre automate repose sur des considérations des succession beaucoup plus caricaturales que celles de Wissel qui le rendent plus élémentaire : toutes les transitions sont

Source : MNHN

automatiques, sauf celle de 0 à 1 qui est conditionnée par le voisinage. En particulier nous n'avons pas de probabilité de transition pour certains stades, ou, si on préfère, toutes nos transitions sont de probabilité 1. Nous nous sommes posé une question analogue à celle de Wissel : dans quelle mesure la période n du cycle d'une cellule isolée se retrouve-t-elle à l'échelle du terrain.

Contrairement à Wissel qui n'a pas fait varier le nombre de ses états l'essentiel de notre étude a consisté en une analyse systématique du modèle en fonction du nombre des états et de la durée relative des différents stades. Nous avons montré que les résultats pouvaient dépendre de façon drastique de ces paramètres. Comme le nombre des états est décidé par une évaluation tout à fait approximative des cycles de la succession il est de première importance de s'assurer que les observations faites sont robustes par rapport à une variation du nombre des états. Ainsi, rien ne permet a priori d'affirmer que Ch. WISSEL aurait obtenu les mêmes conclusions si au lieu de prendre la succession :

[1, 2] - [3, 4,...5, 7] - [8, 9,..., 21, 22] - [23, 24, 25] - [26, 27,... 49, 50] - [51, 52,...54, 55]

on avait pris la succession :

[1, 3] - [4, 5,...5, 7] - [8, 9,..., 21, 22] - [23, 24, 25] - [26, 27,... 49, 50] - [51, 52,...54, 55]

ce qui revient à décider que la durée d'une ouverture est de 30 ans au lieu de vingt.

En fait nous conjecturons que les modèles probabilistes sont plus robustes que les modèles déterministes aux variations du nombre d'états car les situations de périodes longues que nous avons mis en évidence sont la conséquence de propriétés arithmétiques particulières qui pourraient être gommées par le passage probabiliste d'un état au suivant. Plus précisément imaginons que dans notre automate le passage de n-1 à n ne soit pas automatique, mais qu'avec une probabilité un demi on passe directement en 0. D'une certaine manière nous pouvons dire que l'automate a une fois sur deux n états et une fois sur deux n-1 états. Dans ces conditions il est peu vraisemblable que ce qui était la conséquence d'une particularité arithmétique du nombre n persiste. C'est pourquoi nous pensons que les prédictions des automates probabilistes sont plus fiables que celles des déterministes. Toutefois ceci n'est qu'une conjecture qui doit être démontrée, sinon mathématiquement (il se pourrait que la question soit très difficile !), au moins par des séries de simulations convaincantes. Ce sera l'étape suivante de notre travail. Ceci nous rapprochera du modèle de WISSEL et nous permettra peut-être de le conforter.

BIBLIOGRAPHIE

ALLOUCHE, J.-P. & REDER, C., 1982 a.– *Période des oscillations d'un automate cellulaire* Comptes Rendus Acad. Sciences, Série A.

ALLOUCHE, J.-P. & REDER, C., 1982 b.– *Oscillations spatio-temporelles engendrées par un automate cellulaire* Publications AAI, Université de Bordeaux I, repris dans REDER, C. 1984.

AUGER, P., 1995.– Automates Cellulaires et Dynamique Spatiale, Modélisation de la Dynamique Forestière. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)*, 50.

BARBAULT, R., 1992.– Dynamique des peuplements, Masson.

GREENBERG, J.M. & HASTINGS, S.P., 1978.– Spatial patterns for discrete models of diffusion in excitable media. *SIAM J. Appl. Math.* 34 : 515-523.

GREENBER, G.J.M., HASSARD, B. & HASTINGS, S.P., 1978.– Pattern formation and periodic structures in systems modeled by reaction diffusion equations. *Bull. Amer. Math. Soc.*, 84 : 1296-1327.

GREENBERG, J.M., GREENE, C. & HASTINGS, S.P., 1980.– A combinatorial problem arising in the study of reaction diffusion equations. *SIAM J. Alg. Disc. Math.*, 1.

HOULLIER, F., 1992.– *Modélisation de la croissance de l'Épicéa dans les futaies irrégulières de montagne*. Réunion de travail 27 au 27 novembre, IFREMER, Paris.

KAZUNORI, S. & IWASA, Y., 1993.– Modelling of wave regeneration in subalpine ABIES forests : Population dynamics with spatial structure. *Ecology,* 74 : 1538-1550.

LEVIN, S.A., 1992.– *The problem of patterns and scales in ecology*, The Robert H. Mac Arthur Award Lecture (1989). *Ecology,* 73 : 1943-1967

LOBRY, C., 1982.– Burning Grass and Floating Corks. *Lecture Notes in Control and Information Sciences,* 39 : 190-201

LOBRY, C., 1993.– À propos des boucles de rétroaction et de la stabilité des systèmes, *Natures, Sciences, Sociétés*, 1.

LOBRY, C. & REDER, C., 1984.– *Sur le support des solutions de certains automates cellulaires*. Actes du Colloque sur le Comportement Dynamique des Réseaux d'Automates et leurs Applications ; DEMONGEOT, GOLES, TCHUENTE eds.

MARKUS, M. & SCHEPERS, H., 1993.– *Turing structures in a Semi-Random Cellular Automaton* in "Mathematics applied to biology and medicine", J. DEMONGEOT & V. CAPASSO Eds. Wuertz.

MAY, R., 1977.– Simple mathematical models with very complicated dynamics. Nature, 261 : 459-467.

SILVERTOWN, J., HOLTIER, S., JOHNSON, J. & DALE, P., 1992.– Cellular automaton model of interspecific competition for space-effect of pattern process. *Journal of Ecology,* 80 : 527-534.

REDER, C., 1984.– *Sur la représentation mathématique de mécanismes de diffusion-réaction*, Thèse de doctorat d'état, Université de Bordeaux I.

TURING, A.M., 1952.– The chemical basis of morphogenesis. *Phil. Trans. Roy. Soc., B* 237 : 37-72.

VIENER, N. & ROSENBLUETH, A., 1946.– The mathematical formulation of the problem of conduction of impulses in a network of connected excitable elements, specifically in the cardiac muscle. *Arch. Inst. Cardiol. Mex.*, 16 : 205-265.

WINFREE, A.T. 1974.– Wavelike activity in biological and chemical medie. *Lecture Notes in Biomathematics,* 2.

WINFREE, A.T., 1980.– *The Geometry of Biological Time, Biomathematics*. Vol 8, Springer -Verlag.

WISSEL, C., 1991.– A Model for the Mosaïc-Cycle Concept in "*The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems*", REMMERT H., Springer-Verlag.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 28 (4) 1997 : 323-336

INCIDENCES DE LA GESTION DES ÉTANGS PISCICOLES DE LA DOMBES SUR LA FLORE AQUATIQUE REMARQUABLE*

Joël BROYER,[1] Laurence CURTET,[1-2] Sébastien MAILLIER[1-2] & Jean-Jacques BOVE[1]

[1]*Office National de la Chasse, Station de la Dombes, Montfort, F-01330 Birieux*
[2]*Laboratoire d'Écologie Végétale, Université Paris-Sud, F-91045 Orsay*

SUMMARY
(original scientific paper)

EFFECTS OF THE MANAGEMENT OF FISH PONDS IN DOMBES (EAST OF FRANCE) ON THE RARE AQUATIC FLORA.
In Dombes, fish ponds are traditionally dryed out for one year every 4 years. At this occasion, their bottom was cultivated for the production of oat or maize. Nowadays, the ponds are sometimes left uncultivated, whereas the interval between two periods of drying out can be longer.
The richness in rare plant species depends on the appearance of mudbeds before the summer along with the process of evaporation, and is more generally linked to the existence of flat banks not overgrown with invasive and dense vegetation. The flora is then richer in cultivated ponds during the two following years.
A mean number of about 6 species have been found, but this number decreases to 4,7 in the second year after a drying out period and comes back to six from the third year onward.
The number of plants species found in ponds grazed by horses or cows is not different from the number in not grazed ones.
In the period when the ponds are dryed out, rare plant species are less abundant, especially when their bottom are cultivated.

KEY WORDS : Fish-ponds - Rare plant species - Drying out periods - Cultivation - Mudbeds.

RÉSUMÉ
(article original)

Les étangs piscicoles de la Dombes sont par tradition asséchés un an sur quatre. A cette occasion, le fond de l'étang était cultivé en avoine ou en maïs, mais cette habitude est moins systématique aujourd'hui, et les assecs sont souvent plus espacés qu'autrefois.
La richesse en espèces floristiques rares de ces étangs dépend de l'existence de vasières découvertes avant l'été grâce au phénomène d'évapotranspiration, et plus généralement de berges plates non envahies par une végétation aquatique dense. Pour cette raison, les étangs cultivés en année d'assec présentent une flore plus riche au cours des deux années d'évolage qui suivent.
Le nombre moyen d'espèces rares trouvées sur un étang est de 6 environ, mais deux ans après un assec, les étangs sont sensiblement moins riches (4,7 espèces), de façon transitoire.
L'étude montre également l'absence d'incidences du pâturage des étangs sur le nombre d'espèces étudiées, et que les étangs en assec sont moins favorables, surtout lorsqu'ils sont cultivés.

MOTS CLÉS : Étangs piscicoles - Flore rare - Assecs - Agriculture - Grèves exondées.

INTRODUCTION

La gestion du millier d'étangs que compte la Dombes (dans l'Est de la France) est le résultat d'un équilibre complexe entre des enjeux divers : la pisciculture, l'agriculture et la chasse (AVOCAT 1975 ; VERZIER 1985).

Ces étangs sont ainsi soumis à une alternance de périodes d'"évolage" (c'est-à-dire de mise en eau) et d'"assec". L'évolage dure en principe 3 ans et est interrompu par une année d'assec, mais sa durée a tendance à s'allonger depuis quelques années. En outre, l'assec qui était par tradition le prétexte d'une culture du fond de l'étang, ne fait plus systématiquement l'objet d'une telle gestion.

Réputés pour leurs richesses ornithologiques, les étangs de la Dombes présentent aussi une flore très originale (BOLOMIER 1988 ; 1993 ; 1994) que favorise le profil

* Manuscrit reçu le 22 janvier ; version révisée acceptée pour publication le 19 décembre 1997.

Ce travail a été réalisé dans le cadre du programme LIFE "Mise au point d'un modèle de gestion des habitats aquatiques en Dombes".

Source : MNHN

naturel souvent très plat de leurs berges. Cependant, la lutte contre les processus naturels de comblement par sédimentation se traduit par des reprofilages de berge qui réduisent parfois les ceintures de végétation à des cordons riverains étriqués.

DUVIGNEAUD (1986 ; 1990), PHILIPPART (1992), ont souligné les conséquences positives sur la flore des étangs, d'une alternance de phases aquatiques et d'assèchements temporaires, tandis que BRENY *et al.* (1970) voient d'abord dans la mise en assec hivernale régulière un moyen efficace de lutte contre la végétation immergée "surabondante". Maints auteurs (DARDAINE *et al.*, 1983 ; DUVIGNEAUD 1985 ; SCHAEFER 1985 ; GEHU & DE FOUCAULT 1987...) ont souligné l'importance pour la richesse floristique des étangs, de l'existence de pentes douces s'exondant progressivement en été. Dans ce travail, nous chercherons à préciser les incidences sur la flore la plus remarquable, des modes de gestion traditionnels ou récents qui s'exercent aujourd'hui sur les étangs de la Dombes. Nous étudierons notamment les conséquences d'un allongement de la période de l'évolage, celles d'une pratique de l'assec impliquant ou non la culture du maïs, de l'avoine ou d'une autre récolte, ou celles du pâturage qui s'exerce encore sur certains étangs. Nous tenterons aussi de mesurer l'importance de ces berges en pente douce parfois considérées comme insuffisamment productives pour la pisciculture.

CADRE DE L'ÉTUDE ET MÉTHODOLOGIE

Constitués d'un lehm blanchâtre, imperméable et siliceux, les sols de la Dombes résultent du lessivage pluvial de loess déposés en période interglaciaire (Riss-Würm). Le fond des étangs est principalement composé d'argile (15 à 35 %), de limon (20 à 38 %) et de sables fins (25 à 55 %), formant un substrat biologiquement pauvre, notamment en calcium et potassium, d'où l'habitude prise par les exploitants d'étangs de chauler. La pauvreté des sols dombistes en azote total et en carbone organique est compensée par la richesse de l'étang en micro-organismes : la matière organique accumulée pendant la période d'évolage, minéralisée au cours de la phase d'assèchement, peut ainsi pourvoir à la nutrition azotée des plantes supérieures (BEAUPIED 1969).

Dès 1935, REYNAUD-BEAUVERIE rapportait que le chaulage des cultures du bassin versant élevait le PH de l'eau jusqu'à 7,4 et au-delà, et que "certains propriétaires favorisent encore cette élévation en ajoutant de la chaux directement à l'eau de l'étang". Aujourd'hui, le PH de l'eau des étangs mesuré entre avril et octobre, varie de 7,1 à 9,4, avec une moyenne de 8,0 (INSTITUT RÉGIONAL DE RECHERCHES APPLIQUÉES EN AQUACULTURE, comm. pers.). Les étangs de la bordure orientale de la Dombes, avec un environnement essentiellement forestier, présentent cependant des substrats plus acides. Cette partie de la Dombes ne sera pas étudiée ici.

REYNAUD-BEAUVERIE (1935 ; 1936) a présenté les modes d'atterrissement des étangs basiques dombistes, ainsi que les principales associations végétales correspondantes, comme suit : l'eau libre est occupée par une association à *Limnanthemun nymphoides* et *Potamogeton pectinatus*, la zone de balancement des eaux par *l'Eleocharetum acicularis* ou, sur les grèves en voie de dessèchement, par une association à *Eleocharis ovata*, riche en espèces rares, qu'envahit en septembre le *Bidentetum* nitratophile. L'atterrissement se fait surtout par le *Scirpeto-Phragmitetum*, ou plus rarement par un faciès à *Glyceria aquatica*, hormis lorsque ces formations sont éliminées à l'occasion de l'assec. Enfin, le sommet des grèves est recouvert par la jonchaie (*Juncus effusus*, *J. lamprocarpus*).

Au-delà d'une possible variabilité dans la physicochimie des sédiments et de l'eau, de l'impact des remaniements des berges dans l'objectif d'en contrôler le profil, avec toutes leurs conséquences sur la nature des horizons superficiels des sols, les diverses options de gestion dont il nous paraît utile de mesurer ici les incidences ont été utilisées pour réaliser un échantillonnage stratifié des étangs. L'étude a été conduite sur deux années consécutives, sans que le suivi implique le même étang deux fois de suite :

en 1995 :

- 11 étangs en première année d'évolage après une culture d'assec
- 8 étangs en première année d'évolage après un assec sans culture
- 8 étangs en deuxième année d'évolage après une culture d'assec
- 8 étangs en deuxième année d'évolage après un assec sans culture
- 8 étangs pâturés
- 8 étangs aux berges très plates.

Parmi ces 51 étangs, il s'est avéré au cours des prospections que 17 présentaient des vasières "précoces" découvertes dès le début de juin, 20 des vasières "tardives" exondées au cours du mois de juillet, et 14 en étaient encore dépourvus au terme de nos prospections (début août). En outre, 50 étangs en phase d'assec ont été sélectionnés :

- 8 étangs non labourés
- 9 étangs labourés mais non cultivés
- 8 étangs cultivés sur moins de la moitié de la surface

Source : MNHN

- 10 étangs cultivés en maïs
- 9 étangs cultivés en avoine
- 6 étangs présentant des cultures diverses (soja, tournesol, luzerne).

en 1996 :

- 8 étangs en première année d'évolage après un assec sans labour
- 8 étangs en première année d'évolage après un labour sans culture
- 8 étangs en première année d'évolage après une culture d'avoine
- 8 étangs en première année d'évolage après une culture de maïs
- 2 étangs en première année d'évolage après une culture de soja
- 9 étangs à des phases diverses de leur cycle d'évolage sur lesquels les berges planes ont été travaillées au rotavateur en fin d'hiver pour éliminer la végétation en place ; ces vasières "artificielles" sont entretenues pour favoriser la nidification des limicoles
- 9 étangs dont le dernier assec est ancien (6 à 10 années).

Outre les vasières spécialement aménagées, 18 parmi ces 52 étangs ont présenté des vasières précoces, 11 des vasières tardives et 14 n'avaient aucune vasière au début d'août.

Sur l'ensemble de ces 153 étangs (103 en évolage et 50 en assec), les plantes figurant dans les listes d'espèces légalement protégées sur le territoire national (arrêté ministériel du 20 janvier 1982, modifié le 31 août 1995), régional ou départemental (arrêté ministériel du 4 décembre 1990), ont été recherchées systématiquement, de même que les espèces considérées comme "assez rares" à "très rares" dans la Flore Lyonnaise (NÉTIEN 1993).

La prospection a été conduite de mi-mai à début août, chaque étang ayant été visité deux fois, avant et après le 1er juillet (date subdivisant la durée de l'étude en deux périodes à peu près égales). Nous sommes conscients qu'une troisième visite de fin août à septembre, aurait sans doute pu améliorer la qualité de la prospection. Dévolus à cette période à la chasse au gibier d'eau, les étangs deviennent toutefois beaucoup moins accessibles. Pour des raisons probablement identiques, l'étude phytosociologique des étangs de la Dombes par H. BAREAU (1982) a été réalisée sur la même période (mai à août).

À chaque visite, qui durait en moyenne deux à trois heures, la totalité de l'étendue des berges n'était pas systématiquement prospectée. La superficie de plusieurs étangs était en effet supérieure à 30 hectares. Ainsi, les ceintures d'hélophytes denses souvent monospécifiques n'étaient généralement pas incluses dans les recherches. Par ailleurs, la prospection a été interrompue à partir d'une profondeur en eau d'environ 60 centimètres.

Consécutivement à la campagne de terrain de 1995, est apparue la nécessité de prendre en considération l'abondance des espèces sur les étangs. En 1996, nous avons donc mentionné celles dont l'effectif sur un étang était au moins égal à cinquante pieds. Ce seuil est arbitraire et n'a sans doute pas la même signification pour chacune des espèces ; il présente l'avantage de la simplicité et nous semble suffire à caractériser grossièrement une situation d'abondance relative.

Dans l'objectif de faciliter les prospections futures, nous avons également relevé certains paramètres permettant de caractériser les stations d'espèces remarquables : hauteur de la lame d'eau mesurée à l'emplacement où les végétaux étudiés présentaient les meilleures densités, si nécessaire profondeur minimale et maximale ; liste des autres espèces végétales présentes. Ce travail n'ayant pas pour vocation de contribuer à l'étude phytosociologique des étangs, nous ne retiendrons ici que les espèces les plus fréquentes, qui pourront être considérées comme des indicateurs potentiels.

Les profondeurs en eau moyennes présentées ci-après ont été calculées à partir des résultats de relevés réalisés sur une période de près de 3 mois pendant laquelle les niveaux des étangs évoluent sensiblement. Ces moyennes et leur écart-type intègrent donc non seulement la diversité de la situation d'une espèce à un moment donné, mais aussi la variabilité de cette situation de fin mai à début août.

RÉSULTATS

LES ESPÈCES REMARQUABLES RENCONTRÉES

Huit espèces protégées sur l'ensemble du territoire national ont été rencontrées au cours des prospections, dont trois : *Damasonium alisma*, *Pulicaria vulgaris*, *Marsilea quadrifolia*, sont présentes sur au moins 10 % des étangs en évolage. *Typha minima* n'a en revanche été trouvé que sur un seul étang en assec. *Gratiola officinalis*, *Luronium natans*, *Pilularia globulifera*, *Lindernia procumbens*, ont été trouvées sur 1 à 5 % des étangs en évolage prospectés.

En outre, vingt espèces protégées dans la région Rhône-Alpes et une dans le département de l'Ain, présentent des fréquences très variables dans nos relevés, les

Source : MNHN

TABLEAU I.– Fréquence des espèces végétales protégées ou rares sur les étangs de l'échantillon.
Frequency of occurrence of protected or rare plant species in the pond samples.

	Étangs en évolage N = 103	Étangs en assec N = 50		Étangs en évolage N = 103	Étangs en assec N = 50
Espèces Protégées en France			*Sparganium emersum*	12,6%	6,0%
Damasonium alisma	33,0%	4,0%	*Hydrocharis morsus-ranae*	8,7%	10,0%
Pulicaria vulgaris	10,7%	0,0%	*Oenanthe fistulosa*	5,8%	0,0%
Marsilea quadrifolia	10,7%	4,0%	*Peucedanum palustre*	5,8%	0,0%
Lindernia procumbens	3,9%	0,0%	*Potamogeton acutifolius*	4,9%	0,0%
Pilularia globulifera	3,9%	0,0%	*Stellaria palustris*	3,9%	0,0%
Luronium natans	3,9%	0,0%	*Limosella aquatica*	2,9%	6,0%
Gratiola officinalis	1,0%	10,0%	*Lythrum hyssopifolia*	1,9%	0,0%
Typha minima	0,0%	2,0%	*Calamagrostis canescens*	1,0%	0,0%
Espèces Protégées dans la Région Rhône Alpes			**Espèce Protégée dans le Département de l'Ain**		
Elatine alsinastrum	79,6%	42,0%	*Carex pseudocyperus*	1,0%	0,0%
Utricularia vulgaris	59,2%	4,0%			
Ranunculus sceleratus	38,8%	16,0%	**Espèces Rares d'après la Flore Lyonnaise**		
Scirpus mucronatus	32,0%	10,0%	*Spirodela polyrhiza*	37,9%	58,0%
Ludwigia palustris	29,1%	12,0%	*Callitriche hamulata*	48,5%	0,0%
Eleocharis ovata	28,2%	20,0%	*Zannichellia palustris*	6,8%	0,0%
Scirpus supinus	28,1%	2,0%	*Elatine triandra*	1,9%	0,0%
Najas minor	26,2%	4,0%	*Apium inundatum*	1,0%	0,0%
Rumex maritimus	20,4%	50,0%	*Corrigiola littoralis*	1,0%	0,0%
Najas marina	16,5%	6,0%	*Baldellia repens*	0,0%	4,0%
Carex bohemica	13,6%	40,0%			

plus régulièrement recensées étant *Elatine alsinastrum*, *Utricularia vulgaris*, *Ranunculus sceleratus* et *Scirpus mucronatus* (fréquences supérieures à 30 %).

Sept autres espèces, considérées comme rares par NÉTIEN (1993) dans la Flore Lyonnaise, complètent la liste.

Au total, nous décrirons les incidences de la gestion des étangs sur 34 espèces découvertes en période d'évolage, et 20 espèces trouvées en phase d'assec (TAB. I). La surface d'un étang peut évidemment être un paramètre susceptible d'influer sur la probabilité de présence des espèces recherchées. De fait, le nombre moyen d'espèces trouvé sur les étangs en évolage inférieurs à 10 ha (5,5 ± 2,9 ; n = 40 étangs) est à peu près égal au nombre moyen d'espèces trouvé sur les étangs de superficie comprise entre 10 et 20 ha (5,4 ± 3,2 ; n = 45 étangs).

Une surface en eau de 20 ha constitue un seuil au-delà duquel le nombre moyen d'espèces remarquables recensées est de 7,0 ± 3,2 (10 étangs de 20 à 30 ha), ou de 7,6 ± 2,3 (8 étangs de plus de 30 ha). La différence entre étangs inférieurs et supérieurs à 20 hectares est significative au test de STUDENT (t = 2,295 ; p < 0,05). La grande majorité des étangs étudiés (82 %) est toutefois d'une surface inférieure à 20 ha et ne fait d'ailleurs guère l'objet en Dombes d'une gestion très différente de celle des étangs les plus vastes.

LA FLORE REMARQUABLE DES ÉTANGS EN PÉRIODE D'ÉVOLAGE

Cycle d'évolage et variabilité de la richesse floristique.– Sur les 103 étangs étudiés, 59 se trouvaient dans leur première année d'évolage après un assec, 24 en seconde année, 11 entre troisième et cinquième années, 9 entre 6 et dixième années.

Le tableau II montre que le nombre moyen d'espèces remarquables est stable à environ 6, sur les étangs de première année comme sur les étangs en eau depuis au moins

TABLEAU II.– Nombre d'espèces remarquables recensées sur les étangs à diverses phases du cycle d'élevage.
Number of protected or rare plant species censused in ponds, 1 year, 2 years, 3 to 5 years and 6 to 10 years after the most recent drying out period.

Ancienneté du dernier assec	Nombre d'espèces	Nombre d'étangs prospectés
1 an	6,1 ± 3,1	n = 59
2 ans	4,7 ± 2,9	n = 24
3 à 5 ans	6,0 ± 3,5	n = 11
6 à 10 ans	6,2 ± 2,5	n = 9

Source : MNHN

3 ans. Deux ans après l'assec, de façon transitoire, la richesse des étangs diminue, à une moyenne de 4,7 espèces (au test de STUDENT, t = 1,980, pratiquement égal à la valeur seuil = 1,983 pour p = 0,05).

Ranunculus sceleratus, *Callitriche hamulata*, *Carex bohemica* trouvent en effet leur fréquence la plus élevée sur les étangs en première année d'évolage, tandis qu'*Utricularia vulgaris*, *Eleocharis ovata*, *Sparganium emersum*, ont été le plus souvent rencontrées sur les étangs dont le dernier assec était ancien. De plus, certaines espèces : *Najas minor*, *Rumex maritimus*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Spirodela polyrhiza*, *Utricularia vulgaris*, semblent se raréfier sur nos étangs de deuxième année pour redevenir plus fréquentes sur les étangs de troisième année ou plus (TAB. III).

Incidences du mode de gestion de l'assec.– Parmi les étangs en première année d'évolage, 31 avaient été cultivés (en maïs, avoine, soja...) à l'occasion de l'assec de l'année précédente, et 19 n'avaient pas été cultivés.

Le nombre d'espèces remarquables est égal à 6,6 ± 3,2 sur les étangs cultivés, contre 4,9 ± 2,9 sur les étangs incultes.

La différence se maintient en seconde année d'évolage, avec une moyenne de 5,1 ± 3,2 espèces sur les 13 étangs cultivés deux ans auparavant, contre 3,6 ± 1,6 sur les 10 étangs incultes.

Les options de cultiver ou non un étang en assec ont ainsi des effets significativement distincts sur la richesse en éléments floristiques remarquables pendant les deux premières années d'évolage (t = 2,364 ; p < 0,05).

TABLEAU III.– Fréquence des espèces végétales protégées ou rares sur les étangs à diverses phases du cycle d'évolage.
Frequency of occurrence of protected or rare plant species in ponds, 1 year, 2 years, 3 to 5 years and 6 to 10 years after the most recent drying out period.

FRÉQUENCE DES ESPECES	CYCLE DE L'ÉVOLAGE							
	1ère année		2e année		3e à 5e année		6e à 10e année	
	n = 59	%	n = 24	%	n = 11	%	n = 9	%
Apium inundatum	0	0,0	1	4,2	0	0,0	0	0,0
Calamagrostis canescens	0	0,0	0	0,0	0	0,0	1	11,1
Callitriche hamulata	37	62,7	5	20,8	4	36,4	4	44,4
Carex bohemica	11	18,6	2	8,3	0	0,0	1	11,1
Carex pseudocyperus	0	0,0	0	0,0	0	0,0	1	11,1
Corrigiola littoralis	0	0,0	0	0,0	1	9,1	0	0,0
Damasonium alisma	18	30,5	8	33,3	4	36,4	4	44,4
Elatine alsinastrum	46	78,0	19	79,2	11	100,0	6	66,7
Elatine triandra	1	1,7	1	4,2	0	0,0	0	0,0
Eleocharis ovata	16	27,1	5	20,8	4	36,4	4	44,4
Gratiola officinalis	1	1,7	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Hydrocharis morsus-ranae	6	10,2	0	0,0	2	18,2	1	11,1
Limosella aquatica	1	1,7	2	8,3	0	0,0	0	0,0
Lindernia procumbens	1	1,7	2	8,3	1	9,1	0	0,0
Ludwigia palustris	18	30,5	6	25,0	3	27,3	3	33,3
Luronium natans	3	5,1	0	0,0	1	9,1	0	0,0
Lythrum hyssopifolia	0	0,0	0	0,0	1	9,1	1	11,1
Marsilea quadrifolia	6	10,2	2	8,3	2	18,2	1	11,1
Najas marina	11	18,6	5	20,8	0	0,0	1	11,1
Najas minor	18	30,5	4	16,7	1	9,1	4	44,4
Œnanthe fistulosa	4	6,8	1	4,2	1	9,1	0	0,0
Peucedanum palustre	3	5,1	1	4,2	0	0,0	2	22,2
Pilularia globulifera	2	3,4	2	8,3	0	0,0	0	0,0
Potamogeton acutifolius	3	5,1	2	8,3	0	0,0	0	0,0
Pulicaria vulgaris	7	11,9	3	12,5	1	9,1	0	0,0
Ranunculus sceleratus	29	49,2	4	16,7	4	36,4	3	33,3
Rumex maritimus	15	25,4	2	8,3	2	18,2	2	22,2
Scirpus supinus	11	18,6	8	33,3	9	81,8	3	33,3
Scirpus mucronatus	14	23,7	10	41,7	6	54,5	3	33,3
Sparganium emersum	7	11,9	2	8,3	2	18,2	2	22,2
Spirodela polyrhiza	24	40,7	7	29,2	4	36,4	4	44,4
Stellaria palustris	2	3,4	0	0,0	1	9,1	1	11,1
Utricularia vulgaris	40	67,8	7	29,2	6	54,6	8	88,9
Zannichellia palustris	4	6,8	1	4,2	0	0,0	2	22,2

Source : MNHN

Les conséquences de la gestion de l'assec ont été étudiées plus en détail en 1996 sur des étangs en première année d'évolage, avec les résultats suivants :

- 5,6 ± 2,9 espèces sur les étangs non labourés (n = 8)
- 6,6 ± 2,9 espèces sur les étangs labourés mais non cultivés (n = 9)
- 7,5 ± 2,1 espèces sur les étangs cultivés en avoine (n = 8)
- 7,9 ± 3,9 espèces sur les étangs cultivés en maïs (n = 8).

Le tableau IV présente les variations de la fréquence des espèces étudiées dans ces diverses conditions. *Elatine alsinastrum*, *Damasonium alisma*, *Scirpus mucronatus* et *S. supinus*, *Pulicaria vulgaris*, sont plus fréquentes après une culture d'assec, qui semble à l'inverse défavoriser *Carex bohemica* et *Ludwigia palustris*. La culture du maïs est semble-t-il plus profitable que celle de l'avoine aux deux naïades, *Najas marina* et *N. minor*.

Incidences du profil des berges et de la précocité d'émergence des vasières.– Sur 28 étangs de l'échantillon, les phénomènes d'évapotranspiration n'ont pas permis l'émergence de vasières dans l'intervalle de notre programme de prospection, c'est-à-dire jusqu'au début d'août. Sur 38, des "vasières précoces" sont apparues dès le début juin et sur 28 autres des "vasières tardives" ont été découvertes à partir de juillet. Sur 9 autres étangs, des berges très planes ont été aménagées artificiellement en fin d'hiver par un passage de rotavateur.

La moyenne du nombre d'espèces remarquables recensées est égale à :

- 4,4 ± 2,8 sur les étangs dépourvus de vasières
- 5,4 ± 2,5 sur les étangs présentant des vasières tardives
- 6,5 ± 3,2 sur les étangs présentant des vasières précoces
- 8,6 ± 2,7 sur les étangs aménagés en fin d'hiver.

TABLEAU IV.– Fréquence des espèces végétales protégées ou rares sur des étangs en première année d'évolage après un assec cultivé ou non cultivé.
Frequency of occurrence of protected or rare plant species, one year after a drying out period, in cultivated and not cultivated ponds.

FRÉQUENCE	Non labouré		Labouré non cultivé		Cultivé Avoine		Cultivé Maïs		Cultivé indéterminé	
DES ESPECES	n = 8	%	n = 9	%	n = 8	%	n = 8	%	n = 13	%
Callitriche hamulata	5	62,5	6	66,7	8	100,0	8	100,0	7	53,8
Carex bohemica	3	37,5	3	33,3	2	25,0	1	12,5	0	0,0
Carex pseudocyperus	0	0,0	0	0,0	0	0,0	1	11,1	1	11,1
Damasonium alisma	1	12,5	1	11,1	3	37,5	3	37,5	7	53,8
Elatine alsinastrum	5	62,5	6	66,7	8	100,0	7	87,5	12	92,3
Eleocharis ovata	2	25,0	3	33,3	2	25,0	3	37,5	2	15,4
Gratiola officinalis	0	0,0	1	11,1	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Hydrocharis morsus-ranae	1	12,5	1	11,1	2	25,0	0	0,0	0	0,0
Limosella aquatica	0	0,0	0	0,0	1	12,5	0	0,0	0	0,0
Ludwigia palustris	3	37,5	4	44,4	0	0,0	2	25,0	3	23,1
Luronium natans	0	0,0	0	0,0	0	0,0	1	12,5	0	0,0
Marsilea quadrifolia	1	12,5	3	33,3	0	0,0	2	25,0	0	0,0
Najas marina	1	12,5	1	11,1	0	0,0	3	37,5	1	7,7
Najas minor	2	25,0	2	22,2	1	12,5	5	62,5	2	15,4
Œnanthe fistulosa	0	0,0	2	22,2	1	12,5	0	0,0	1	1,8
Peucedanum palustre	0	0,0	0	0,0	1	12,5	1	12,5	0	0,0
Pilularia globulifera	0	0,0	0	0,0	0	0,0	2	25,0	0	0,0
Potamogeton acutifolius	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	2	25,0
Pulicaria vulgaris	0	0,0	0	0,0	3	37,5	1	12,5	3	23,1
Ranunculus sceleratus	5	62,5	6	66,7	7	87,5	5	62,5	3	23,1
Rumex maritimus	2	25,0	4	44,4	4	50,0	2	25,0	1	7,7
Scirpus supinus	0	0,0	1	11,1	2	25,0	1	12,5	5	38,5
Scirpus mucronatus	0	0,0	1	11,1	2	25,0	3	37,5	7	53,8
Sparganium emersum	0	0,0	1	11,1	0	0,0	2	25,0	3	23,1
Spirodela polyrhiza	5	62,5	4	44,4	6	75,0	4	50,0	0	0,0
Stellaria palustris	1	12,5	1	11,1	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Utricularia vulgaris	8	100,0	8	88,9	7	87,5	6	75,0	6	46,2
Zannichellia palustris	0	0,0	0	0,0	0	0,0	1	12,5	0	0,0

Source : MNHN

La différence observée en cas d'absence de vasière d'une part, de présence de vasière précoce ou de vasière aménagée en fin d'hiver d'autre part, est statistiquement significative ($t = 2,661$ et $3,798$ respectivement; $p < 0,01$ et $0,001$). La différence est en revanche non significative entre la richesse en espèces remarquables des étangs à vasière tardive et celles des étangs sans vasière ($t = 1,342$; $p > 0,05$).

Logiquement, les espèces suivantes se raréfient (fréquence d'apparition plus faible) en l'absence de vasières : *Elatine alsinastrum*, *Damasonium alisma*, *Scirpus mucronatus* et *S. supinus*, *Eleocharis ovata*, *Pulicaria vulgaris*, *Rumex maritimus*, tandis que *Spirodela polyrhiza* et *Zannichellia palustris* ont des fréquences plus élevées (TAB. V).

Certaines ont été trouvées sur les étangs à vasières précoces plus fréquemment que sur ceux à vasières tardives : *Scirpus mucronatus* et *S. supinus*, *Ranunculus sceleratus*, *Eleocharis ovata*.

L'existence de vasières spécialement aménagées en fin d'hiver paraît favoriser *Elatine alsinastrum*, *Scirpus mucronatus* et *S. supinus*, *Ranunculus sceleratus* et *Eleocharis ovata*, mais être moins propice à la présence de *Carex bohemica*.

Les incidences du pâturage des étangs.– Sur les 13 étangs pâturés étudiés en 1995 ou 1996, le nombre moyen d'espèces remarquables recensées ($5,5 \pm 2,8$) est peu différent de la moyenne des étangs non pâturés ($5,8 \pm 3,1$),

TABLEAU V.– Fréquence des espèces végétales protégées ou rares sur les étangs sans vasière, avec des vasières apparues tardivement ou précocement, ou sur lesquels des berges plates ont été travaillées au rotavateur en fin d'hiver (vasières "artificielles").
Frequency of occurrence of protected or rare plant species in ponds without mudbeds, with mudbeds appearing in june, in july, or in ponds where flat banks were ploughed at the end of the previous winter.

	Absence de Vasière		Vasières tardives		Vasières précoces		Vasières "artificielles"	
	n = 28	%	n = 28	%	n = 38	%	n = 9	%
Apium inundatum	0	0,0	0	0,0	1	2,6	0	0,0
Calamagrostis canescens	0	0,0	0	0,0	0	0,0	1	11,1
Callitriche hamulata	15	53,6	11	39,3	21	55,3	4	44,4
Carex bohemica	4	14,3	4	14,3	6	15,8	0	0,0
Carex pseudocyperus	1	3,6	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Corrigiola littoralis	0	0,0	0	0,0	1	2,6	0	0,0
Damasonium alisma	3	10,7	9	32,1	18	47,4	4	44,4
Elatine alsinastrum	14	50,0	25	89,3	34	89,5	9	100,0
Elatine triandra	0	0,0	1	3,6	2	5,3	0	0,0
Eleocharis ovata	2	7,1	6	21,4	15	53,6	6	66,7
Gratiola officinalis	0	0,0	0	0,0	1	2,6	0	0,0
Hydrocharis morsus-ranae	3	10,7	2	7,1	2	5,3	2	22,2
Limosella aquatica	0	0,0	1	3,6	1	2,6	1	11,1
Lindernia procumbens	0	0,0	1	3,6	2	5,3	1	11,1
Ludwigia palustris	4	14,3	11	39,3	8	21,1	3	33,3
Luronium natans	0	0,0	1	3,6	2	5,3	1	11,1
Lythrum hyssopifolia	0	0,0	1	3,6	0	0,0	0	0,0
Marsilea quadrifolia	1	3,6	3	10,7	5	13,2	2	22,2
Najas marina	4	14,3	5	17,9	6	15,8	2	22,2
Najas minor	8	28,6	6	21,4	11	28,9	2	22,2
Œnanthe fistulosa	1	3,6	3	10,7	1	2,6	1	11,1
Peucedanum palustre	1	3,6	3	10,7	2	5,3	0	0,0
Pilularia globulifera	1	3,6	1	3,6	2	5,3	0	0,0
Potamogeton acutifolius	2	7,1	2	7,1	1	2,6	0	0,0
Pulicaria vulgaris	0	0,0	2	7,1	6	15,8	2	22,2
Ranunculus sceleratus	10	35,7	7	25,0	18	47,4	6	66,7
Rumex maritimus	3	10,7	7	25,0	9	23,7	2	22,2
Scirpus supinus	1	3,6	3	10,7	14	36,8	5	55,6
Scirpus mucronatus	1	3,6	6	21,4	19	50,0	8	88,9
Sparganium emersum	5	17,9	4	14,3	3	7,9	2	22,2
Spirodela polyrhiza	14	50,0	8	28,6	14	36,8	4	44,4
Stellaria palustris	2	7,1	0	0,0	1	2,6	1	11,1
Utricularia vulgaris	18	64,3	17	60,7	18	47,4	7	77,8
Zannichellia palustris	4	14,3	1	3,6	2	5,3	0	0,0

Source : MNHN

TABLEAU VI.– Fréquence des espèces végétales protégées ou rares sur les étangs pâturés ou non pâturés.
Frequency of occurrence of protected or rare plant species in grazed and not grazed ponds.

	Étangs pâturés		Étangs non pâturés	
	n = 13	%	n = 90	%
Apium inundatum	1	7,7	0	0,0
Calamagrostis canescens	0	0,0	1	1,1
Callitriche hamulata	5	38,5	46	51,1
Carex bohemica	2	15,4	12	13,3
Carex pseudocyperus	0	0,0	1	1,1
Corrigiola littoralis	1	7,7	0	0,0
Damasonium alisma	4	30,8	30	33,3
Elatine alsinastrum	9	69,2	73	81,1
Elatine triandra	0	0,0	2	2,2
Eleocharis ovata	1	7,7	28	31,1
Gratiola officinalis	0	0,0	1	1,1
Hydrocharis morsus-ranae	1	7,7	8	8,9
Limosella aquatica	0	0,0	3	3,3
Lindernia procumbens	1	7,7	3	3,3
Ludwigia palustris	3	23,1	23	25,6
Luronium natans	0	0,0	4	4,4
Lythrum hyssopifolia	0	0,0	2	2,2
Marsilea quadrifolia	3	23,1	8	8,9
Najas marina	0	0,0	17	18,9
Najas minor	2	15,4	25	27,8
Œnanthe fistulosa	1	7,7	5	5,6
Peucedanum palustre	0	0.0	6	6,7
Pilularia globulifera	0	0,0	4	4,4
Potamogeton acutifolius	0	0,0	5	5,6
Pulicaria vulgaris	2	15,4	9	10,0
Ranunculus sceleratus	6	46,2	35	38,9
Rumex maritimus	3	23,1	18	20,0
Scirpus supinus	2	15,4	24	26,7
Scirpus mucronatus	4	30,8	29	32,2
Sparganium emersum	2	15,4	11	12,2
Spirodela polyrhiza	8	61,5	31	34,4
Stellaria palustris	2	15,4	2	2,2
Utricularia vulgaris	7	53,8	54	60,0
Zannichellia palustris	1	7,7	6	6,7

avec une moindre fréquence d'apparition d'*Eleocharis ovata* et de *Najas marina*, mais une meilleure fréquence pour *Spirodela polyrhiza* (TAB. VI).

Variabilité de l'abondance des espèces.– En 1996, le nombre d'espèces remarquables dont au moins 50 pieds ont pu être dénombrés sur chaque étang, varie comme suit en fonction des modes de gestion :

- assecs datant de plus de 5 ans ..... 2,9 ± 1,8
- première année d'évolage après un assec sans labour ..... 3,7 ± 2,3
- première année d'évolage après un assec cultivé en avoine ..... 4,5 ± 2,0
- première année d'évolage après un labour d'assec sans culture ..... 5,2 ± 3,2
- aménagements de vasière en fin d'hiver ..... 5,4 ± 1,9
- première année d'évolage après un assec cultivé en maïs ..... 5,9 ± 3,1

La différence observée entre, d'une part, les étangs cultivés en maïs l'année précédente et ceux dont une partie des berges a subi un passage de rotavateur en fin d'hiver, et, d'autre part, les étangs dont le dernier assec est ancien ou n'a fait l'objet d'aucun travail du sol, est statistiquement significative ($t = 2,851$; $p < 0,01$).

Contribution à l'étude de l'habitat des espèces remarquables.– La mesure de la hauteur d'eau sur tout ou partie des stations de 21 espèces remarquables suffisamment fréquentes, la liste des autres végétaux présents au même endroit, permettent une certaine description des conditions dans lesquelles ces espèces peuvent être recherchées en Dombes (TAB. VII).

On observe logiquement une bonne corrélation entre les profondeurs moyennes et la position phytosociologique de la flore (REYNAUD-BEAUVERIE 1935, 1936; BAREAU 1982).

Aux profondeurs moyennes supérieures à 22 cm, *Najas marina*, *Callitriche hamulata*, *Najas minor* et *Elatine alsinastrum*, sont le plus fréquemment accompagnées de *Potamogeton crispus*, *Ranunculus peltatus* ou *Najas marina*. *Elatine alsinastrum* se distingue cependant par sa situation moyenne à une profondeur inférieure à 25 cm mais aussi par une forte amplitude écologique que révèlent un écart-type élevé et la fréquence dans les relevés de *Peplis portula* et *Alisma plantago*.

À des profondeurs moyennes comprises entre 15 et 22 cm, trois espèces : *Spirodela polyrhiza*, *Hydrocharis morsus-ranae* et *Utricularia vulgaris*, sont généralement trouvées en présence de *Lemna minor*. La première s'avère souvent localisée près de la lisière avec la phalaridaie ou la jonchaie.

A moins de 15 cm de profondeur moyenne, plusieurs espèces ont été fréquemment relevées dans le "domaine" d'*Alisma plantago* :

- *Sparganium emersum*, au contact avec *Lemna minor* ou *Utricularia vulgaris*
- *Luronium natans*, *Scirpus supinus* et *S. mucronatus*, *Damasonium alisma*, *Eleocharis ovata*, *Ludwigia palustris*, en même temps qu'*Eleocharis acicularis* ou *Peplis portula*
- *Marsilea quadrifolia*, *Pulicaria vulgaris*, *Scirpus mucronatus* et *Ludwigia palustris*, avec *Ranunculus flammula*, *Œnanthe aquatica* ou *Lycopus europaeus*.

Source : MNHN

Tableau VII.– Profondeur moyenne, et liste des 3 autres espèces végétales les plus fréquentes, rencontrées sur les stations d'espèces remarquables.
Mean water depth and list of the 3 other more frequent plant species, on the spots where protected or rare plant species occurred.

	Profondeur Moyenne (cm)	Especes les plus fréquentes dans les memes conditions stationnelles						Nombre de relevés
Najas marina	31,3 ± 18,2	*Potamogeton crispus*	44 %	*Elatine alsinastrum*	26 %	*Myriophyllum spicatum*	22 %	27
Callitriche hamulata	29,4 ± 15,9	*Ranunculus peltatus*	67 %	*Elatine alsinastrum*	31 %	*Lemna minor*	21 %	80
						Alisma plantago		
						Phalaris arundinacea		
Najas minor	26,4 ± 17,6	*Najas marina*	50 %	*Elatine alsinastrum*	36 %	*Potamogeton crispus*	27 %	44
Elatine alsinastrum	22,8 ± 28,4	*Ranunculus peltatus*	40 %	*Peplis portula*	33 %	*Alisma plantago*	23 %	182
Spirodela polyrhiza	21,1 ± 13.3	*Lemna minor*	68 %	*Phalaris arundinacea*	44 %	*Juncus effusus*	25 %	68
Hydrocharis morsus-ranae	18,2 ± 11,6	*Spirodela polyrhiza*	57 %	*Lemna minor*	57 %	*Utricularia sp.*	22 %	23
Utricularia vulgaris	16,2 ± 11,5	*Lemna minor*	46 %	*Alisma plantago*	28 %			71
				Elatine alsinastrum				
				Polygonum amphibium				
Ludwigia palustris	14,7 ± 15,9	*Alisma plantago*	41 %	*Œnanthe aquatica*	37 %	*Peplis portula*	31 %	54
Marsilea quadrifolia	14,2 ± 21,2	*Alisma plantago*	40 %	*Lycopus europaeus*	32 %	*Ranunculus peltatus*	28 %	25
						Elatine alsinastrum		
Sparganium emersum	13,8 ± 12,7	*Alisma plantago*	69 %	*Lemna minor*	50 %	*Utricularia vulgaris*	44 %	16
Œnanthe fistulosa	12,2 ± 11,2	*Ranunculus flammula*	75 %	*Œnanthe aquatica*	52 %	*Phalaris arundinacea*	50 %	12
Rumex maritimus	9,5 ± 13,5	*Phalaris arundinacea*	40 %	*Œnanthe aquatica*	36 %	*Alopecurus aequalis*	26 %	35
Luronium natans	5,3 ± 4,9	*Alisma plantago*	82 %	*Eleocharis acicularis*	64 %	*Elatine alsinastrum*	45 %	11
Ranunculus sceleratus	5,2 ± 8,9	*Ranunculus peltatus*	52 %	*Alopecurus aequalis*	40 %	*Bidens tripartita*	32 %	73
Scirpus mucronatus	3,8 ± 7,0	*Alisma plantago*	87 %	*Eleocharis acicularis*	48 %	*Ranunculus flammula*	40 %	52
Damasonium alisma	3,6 ± 5,3	*Alisma plantago*	72 %	*Eleocharis acicularis*	65 %	*Peplis portula*	60 %	76
Peucedanum palustre	1,9 ± 3,6	*Juncus effusus*	86 %	*Galium palustre*	50 %			14
		Lysimachia vulgaris						
Scirpus supinus	1,7 ± 3,7	*Alisma plantago*	72 %	*Eleocharis acicularis*	65 %	*Peplis portula*	60 %	40
Carex bohemica	0,9 ± 2,6	*Alopecurus aequalis*	60 %	*Bidens tripartita*	44 %			25
				Lotus uliginosus				
Pulicaria vulgaris	0,3 ± 0,9	*Alisma plantago*	58 %	*Ranunculus flammula*	54 %	*Mentha pulegium*	46 %	24
						Bidens tripartita		
Eleocharis ovata	0,3 ± 1,5	*Alisma plantago*	61 %	*Eleocharis acicularis*	53 %	*Bidens tripartita*	43 %	51
						Peplis portula		
						Alopecurus aequalis		

Source : MNHN

TABLEAU VIII.– Fréquence des espèces végétales protégées ou rares sur les étangs en assec, non cultivés ou cultivés.
Frequency of occurrence of protected or rare plant species in ponds during the drying out year, cultivated or not cultivated.

Fréquence des espèces	Non labourés		Labourés non cultivés		Cultivés sur moins de 50%		Cultivés Avoine		Cultivés Maïs		Autre culture	
	n = 8	%	n = 9	%	n = 8	%	n = 9	%	n = 10	%	n = 6	%
Carex bohemica	5	62,5	4	44,4	1	12,5	3	33,3	6	60,0	1	16,7
Damasonium alisma	0	0,0	1	11,1	1	12,5	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Elatine alsinastrum	3	37,5	7	77,8	3	37,5	2	22,2	3	30,0	3	50,0
Eleocharis ovata	2	25,0	3	33,3	1	12,5	0	0,0	3	30,0	1	16,7
Gratiola officinalis	2	25,0	2	22,2	0	0,0	1	11,1	0	0,0	0	0,0
Hydrocharis morsus-ranae	1	12,5	0	0,0	1	12,5	1	11,1	1	10,0	1	16,7
Limosella aquatica	0	0,0	1	11,1	0	0,0	2	22,2	0	0,0	0	0,0
Ludwigia palustris	1	12,5	1	11,1	2	25,0	0	0,0	1	10,0	1	16,7
Marsilea quadrifolia	0	0,0	1	11,1	1	12,5	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Najas marina	0	0,0	2	22,2	0	0,0	1	11,1	0	0,0	0	0,0
Najas minor	0	0,0	1	11,1	0	0,0	1	11,1	0	0,0	0	0,0
Ranunculus sceleratus	3	37,5	2	22,2	2	25,0	0	0,0	1	10,0	0	0,0
Rumex maritimus	5	62,5	3	33,3	6	75,0	5	55,6	4	40,0	2	33,3
Scirpus supinus	0	0,0	1	11,1	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Scirpus mucronatus	0	0,0	4	44,4	0	0,0	0	0,0	0	0,0	1	16,7
Sparganium emersum	0	0,0	1	11,1	0	0,0	0	0,0	1	10,0	1	16,7
Spirodela polyrhiza	2	25,0	0	0,0	1	12,5	2	22,2	1	10,0	0	0,0
Baldellia repens	1	12,5	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	1	16,7
Utricularia vulgaris	0	0,0	1	11,1	0	0,0	0	0,0	1	10,0	0	0,0
Typha minima	1	12,5	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0

Il est vrai qu'*Alisma plantago* est une des espèces les plus fréquentes des étangs de la Dombes (LEBRETON 1982).

Rumex maritimus et *Oenanthe fistulosa* se trouvent dans des conditions comparables à celles de ces dernières, mais avec *Phalaris arundinacea* à la place d'*Alisma plantago*, alors que *Peucedanum palustre* semble se situer au contact de la jonchaie.

Enfin, *Carex bohemica* et *Ranunculus sceleratus* côtoient le plus fréquemment *Alopecurus aequalis* et *Bidens tripartita*.

LA FLORE REMARQUABLE SUR LES ÉTANGS EN PÉRIODE D'ASSEC

Les espèces remarquables ont aussi été recherchées en 1995 sur 50 étangs en assec. Le nombre d'espèces recensées dépend des modes de gestion, sans que ces variations correspondent avec les observations en période d'évolage présentées ci-dessus :

- étangs labourés non cultivés (n = 9) . .3,9 ± 1,3
- étangs non labourés (n = 8) . . . . . .3,2 ± 1,3
- étangs cultivés en avoine (n = 9) . . . .2,9 ± 1,4
- étangs cultivés sur moins de la moitié de leur superficie (n = 8) . . . . . .2,4 ± 1,3
- étangs cultivés en soja, trèfle ou tournesol (n = 6) . . . . . .2,2 ± 1,5
- étangs cultivés en maïs (n = 10) . . . . .1,3 ± 1,3

On constate ainsi que la culture du maïs qui semble favoriser la flore rare après que l'étang ait repris l'eau (*cf. supra*), lui est très peu propice l'année même de l'assec.

Elatine alsinastrum ou *Scirpus mucronatus* semblent mieux s'adapter aux labours sans culture (TAB. VIII). La prospection d'étangs en assec a permis de découvrir deux espèces jamais trouvées en période d'évolage dans le cadre de cette étude : *Baldellia repens* et *Typha minima*. Leur rareté dans l'échantillon ne permet évidemment pas de conclure que leur présence est liée à la phase de l'assec. *Typha minima* (espèce vivace) a néanmoins été recherché en vain sur le même site en période d'évolage.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les espèces floristiques rares des étangs de la Dombes sont plus fréquentes en période d'évolage que pendant l'assec quelle que soit la gestion de ce dernier.

Au cours d'un cycle d'évolage, nos résultats indiquent la présence d'environ 6 espèces remarquables en moyenne,

Source : MNHN

sauf de façon transitoire dans la seconde année suivant l'assec où le nombre d'espèces est moins élevé (4,7).

Cette moindre richesse de la flore remarquable des étangs étudiés en seconde année d'évolage ne provient pas de leur surface qui serait inférieure par rapport au reste de l'échantillon (le nombre d'espèces est plus élevé sur les étangs supérieurs à 20 hectares) : la moyenne du nombre d'espèces par étang calculée avec les seuls étangs inférieurs à 20 ha est en effet peu différente : 5,9 en première année d'évolage, 6,0 de la troisième à la cinquième année d'évolage, 6,3 en sixième année ou davantage. Il ne s'agit apparemment pas non plus de la conséquence d'hypothétiques conditions particulières subies au cours de l'assec précédent : la presque totalité des étangs échantillonnés en seconde année d'évolage était en assec en 1993, dont l'été fut particulièrement pluvieux, donc en principe propice à la flore étudiée.

Il est possible que certaines espèces dont le développement est favorisé par l'assec (*Ranunculus sceleratus*, *Carex bohemica*, *Rumex maritimus*) persistent en abondance l'année suivante avant de régresser. Les graines de *Carex bohemica* par exemple montrent une capacité de flottaison leur permettant d'échouer massivement sur les grèves (MOOR, 1936). ROYER (1974) note également des variations très importantes d'une année à l'autre de l'abondance de cette espèce sur les étangs de Puisaye. *Callitriche hamulata* est aussi le plus fréquent en première année d'évolage. Cette espèce sensible à l'azote selon GRUBE (1975), semble préférer les sols humiques pauvres en vases (OBERDORFER 1970), les eaux caractérisées par une faible minéralisation et un renouvellement rapide (SCHAEFER-GUIGNIER 1994).

Certaines espèces, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Spirodela polyrhiza*, *Utricularia vulgaris*, qui prospèrent en eau peu profonde à l'abri des ceintures d'hélophytes (BAREAU 1982), trouvent vraisemblablement des conditions plus propices lorsque se sont reconstituées, après quelques années, les formations végétales plus ou moins élevées qui avaient été éliminées l'année de l'assec. MC DONALD (1955) rapporte un exemple où des utriculaires furent supplantées par *Potamogeton pectinatus* sur une zone humide du Michigan, après dépérissement d'un peuplement de *Typha*. MÉRIAUX (1978) a en outre souligné les affinités existant entre *Hydrocharis morsus-ranae* et *Spirodela polyrhiza* ou *Utricularia vulgaris*.

Si les étangs dont l'assec est ancien ne sont pas moins riches en espèces remarquables que les étangs en première année d'évolage, les populations de celles-ci y semblent moins importantes (moindre fréquence des espèces avec au moins 50 pieds dénombrés par étang). La dynamique de la sédimentation de la matière organique, non contrariée par des phases d'assec voire de travail du sol, peut conduire à une prééminence de la roselière au détriment de nombreux hydrophytes (FELZINES 1997).

Des précisions pourraient sans doute être apportées en complétant cette approche synchronique par une étude diachronique de la flore des étangs, sur un cycle complet d'assec-évolage.

En année d'assec, les modes de gestion sont à l'origine d'une forte variabilité floristique, les étangs non cultivés (labourés ou non) étant les plus favorables. Durant les années d'évolage, ce sont au contraire les étangs qui avaient été cultivés pendant l'assec qui deviennent les plus riches en espèces remarquables (environ 30 % d'espèces de plus que les étangs incultes, en première comme en seconde année d'évolage). Les espèces présentes y sont en outre plus abondantes. L'abondance plus que la fréquence de cette flore est même plus élevée après une culture de maïs qu'après une culture d'avoine. Ces différences illustrent les conséquences de deux approches de la culture d'assec en Dombes.

Une logique cynégétique et piscicole, avec la culture de l'avoine (parfois semée à la volée), permet un retour précoce de l'eau après la récolte. Les ceintures de végétation sont souvent laissées intactes.

La logique agricole, avec la culture de maïs, se traduit généralement par un travail du sol sur la totalité de l'étang, ceintures de végétation comprises. La frange exondée de l'ancienne culture d'assec devient au printemps suivant attractive pour les limicoles nicheurs, et favorable à la flore des grèves. La création de "vasières artificielles" par passage de rotavateur en fin d'hiver permet d'atteindre un résultat comparable, quel que soit le nombre d'années d'évolage depuis le dernier assec.

Une culture d'assec qui élimine la végétation en place semble donc favoriser la flore remarquable des étangs. On se gardera toutefois de sous-estimer les incidences de la fertilisation associée à la culture, qui pourrait expliquer la rareté ou l'absence dans notre échantillon d'espèces des vases oligotrophes : *Baldellia repens*, *Apium inundatum*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens*, *Elatine triandra*, *Alisma gramineum* ou *Illecebrum verticillatum*, (DUVIGNEAUD, 1990) ; ce que semble confirmer la fréquence élevée de *Rumex maritimus* et *Ranunculus sceleratus*, notamment après une culture d'avoine (TAB. IV). Il n'y a semble-t-il plus trace en Dombes du *Cicendietum*, caractérisé par *Cicendia pusilla*, *Littorella lacustris*, *Juncus pygmaeus*, que REYNAUD-BEAUVERIE (1936) avait décrit sur quelques sites, en lieu et place du *Bidentetum* (*Juncus pygmaeus* a bien été retrouvé hors échantillon mais au sein d'un environnement végétal dense a priori peu conforme aux exigences de cette petite annuelle).

Cette étude a également montré que le pâturage, dont les incidences sur la composition et la physionomie de la végétation aquatique sont généralement importantes (BAKKER ET RUYTER 1981 ; GORDON *et al.*, 1990), n'augmente ni ne diminue la richesse en éléments floristiques rares dans les étangs dombistes, même si la fréquence de

Source : MNHN

certaines espèces peut être plus élevée (*Marsilea quadrifolia*, *Ranunculus sceleratus*, *Spirodela polyrhiza*, *Stellaria palustris*), ou moins élevée (*Eleocharis ovata*, *Callitriche hamulata*, *Elatine alsinastrum*, *Najas marina*, *N. minor*).

La richesse floristique des étangs de Dombes en espèces remarquables est en revanche sous l'influence des niveaux d'eau, qui ne sont que partiellement maîtrisés par les gestionnaires et résultent pour une grande part du régime des précipitations hivernales et printanières. Certaines annuelles particulièrement fugaces et rares (*Eleocharis ovata*, *Lindernia procumbens*, *Limosella aquatica*, *Scirpus supinus*...) apparaissent comme un peuplement transitoire, subordonné aux terres fraîchement émergées, encore humides, et cédant la place, dès que l'assèchement se produit, au *Bidentetum* (RICHARD 1935). GEHU & DE FOUCAULT (1987) ont décrit en Brenne la succession dans le temps d'*Eleocharis ovata* et de *Carex bohemica*, le premier croissant sur les vases humides que le second colonise après dessication. Les étangs présentant une grève exondée dès le mois de juin, ou dont une berge très plate a subi un passage de rotavateur en fin d'hiver, sont ainsi les plus favorables. L'absence de différence significative entre les étangs dont les grèves se découvrent en juillet et ceux qui en sont encore dépourvus au début d'août, devra cependant être vérifiée par une étude complémentaire poursuivie jusqu'à l'étiage.

Le profil de la berge est en tout cas déterminant pour que puissent apparaître assez tôt en saison les grèves exondées qui sont un habitat privilégié pour plusieurs espèces étudiées ici. Cela est confirmé par la rareté ou l'absence d'espèces bien répandues voire communes en Dombes (*Damasonium alisma*, *Elatine alsinastrum*, *Pulicaria vulgaris*, *Ludwigia palustris*, *Carex bohemica*, *Scirpus supinus*...) sur les étangs aux berges le plus souvent endiguées et abruptes de l'autre grande région de pisciculture extensive de la région Rhône-Alpes : la plaine du Forez (CODHANT - Conseil Général de la Loire -, comm. pers.).

En revanche, la rareté en Dombes de *Baldellia repens* ou de *Caldesia parnassifolia*, cette dernière étant plus répandue en Brenne (DUMEIGE - Parc Naturel Régional de la Brenne -, comm. pers.), où à l'inverse il semblerait que *Elatine alsinastrum* ou *Marsilea quadrifolia* soient peu fréquentes selon GEHU & DE FOUCAULT (1987), pourrait être un reflet des différentes approches de la gestion traditionnelle des étangs dans ces deux régions, la culture d'assec n'étant par exemple pas une pratique établie en Brenne.

Pour l'avenir, l'intérêt floristique des étangs de la Dombes reste donc subordonné à la continuité d'un certain état d'équilibre entre les options des différents gestionnaires : maintien par la volonté du chasseur des berges en pente douce, par celle du pisciculteur du cycle d'assec-évolage, et par celle de l'agriculteur des labours du fond des étangs et de leurs berges à l'occasion de l'assec... en limitant les apports de pesticides et de fertilisants.

La logique cynégétique qui aujourd'hui prend souvent le pas sur les deux autres peut permettre une bonne conservation des ceintures de végétation aquatique, mais pas nécessairement celle de la flore la plus rare.

Enfin, les conclusions de ce travail seraient sans doute utilement complétées par une approche diachronique sur un cycle complet d'assec-évolage, ou par une étude sur les stocks graniers et donc sur les possibilités de colonisation des berges par les végétaux.

BIBLIOGRAPHIE

AVOCAT, J., 1975.– La Dombes, milieu naturel ou milieu en équilibre ? Introduction à une écogéographie de l'espace dombiste. *Rev. Géogr. Lyon*, 50 (1) : 33-58.

BAKKER, J.P., RUYTER, J.C. 1981.– Effects of five years of grazing on a salt-marsh vegetation. *Vegetatio*, 44, 81-100.

BAREAU, H., 1982.– *Contribution à l'étude phytosociologique des étangs de la Dombes. Essai de synthèse des groupements aquatiques et subaquatiques au niveau européen*. Thèse Doc. Ingén. Ecologie Végétale, Université Paris-sud : 98 p + annexes.

BEAUPIED, H., 1969.– *Contribution à l'étude microbiologique des sols d'étangs de la Dombes*. Thèse de Sciences Biologiques, Univ. Lyon I, 72 p.

BOLOMIER, A.C., 1988.– La flore des étangs de Dombes. *Connaissance de la Flore de l'Ain, Bull.* n° 6 : 55-68.

BOLOMIER, A.C., 1993.– Les étangs de la Dombes. *Connaissance de la Flore de l'Ain, Bull.* n° 14 : 19-21.

BOLOMIER, A.C., 1994.– Flore des étangs de la Dombes liée à la tradition agricole. *Soc. Bot. Genève*, 25 : 13-23.

BRENY, R., BAURANT, R., BIERNAUX, J., 1970.– Observations sur les modifications de la flore d'un étang de Basse-Ardenne, soumis à l'assec hivernal. *Bull. Rech. agron. Gembloux*, N.S., V 1. 2, 65-75.

DARDAINE, P., MERIAUX, J.L., DUVIGNEAUD, J., 1983.– *La végétation des étangs et marais de Lorraine. Les principaux biotopes à eaux stagnantes à préserver*. Metz, Institut Européen d'Ecologie, Actes du Séminaire d'évaluation des richesses naturelles de Lorraine, 14-15 avril 1982, 93-102.

DUVIGNEAUD, J., 1985.– La végétation des rives exondées de l'étang de Bairon (Le Chesne, département des Ardennes, France). Influence de la topographie sur la durée de l'exondation et sur la zonation des groupements végétaux. *Coll. phytosoc.* XIII, Bailleul, 729-748.

DUVIGNEAUD, J., 1986.– La gestion écologique et traditionnelle de nos étangs. Pour la coexistence de deux écosystèmes "étang" et "étang mis en assec". *Nat. Belges*, 67 : 65-94.

DUVIGNEAUD, J., 1990.– *Gestion des étangs. Importance de l'écosystème "étang en assec"*. Actes du Colloque "Gérer la Nature", Trav. Cons. de la Nature, 15/2 : 647-656.

FELZINES, J.C., 1997.– Le peuplement végétal des étangs. *J. Bot. Soc. Bot. Fr.* 2 : 45-68.

GEHU, J.M., de FOUCAULT, B., 1987.– La végétation aquatique et amphibie des étangs de la Brenne. Originalité, problèmes de gestion et de conservation. *Coll. Phytosoc. XV*, Strasbourg, 635-666.

GORDON, I.J., DUNCAN, P., GRILLAS, P., LECOMTE, T., 1990.– The use of domestic herbivores in the conservation of the biological richness of european wetlands. *Bull. Ecol.*, 21 (3), 49-60.

GRUBE, H.J., 1975.– Die Makrophyten vegetation der

Source : MNHN

Fliessgewässer in Süd-Niedersachsen und ihre Beziehungen zur Gewässerverschmutzung. *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, 45 (4) : 376-456.

LEBRETON, Ph., 1982.– Etude comparative de la végétation des étangs du Forez et de Dombes. *Bull. Soc. Linnéenne de Lyon*, 51 (6) : 182-203.

Mc DONALD, M.E., 1955.– Cause and effects of a die-off of emergent vegetation. *J. Wildl. Mgmt.*, 19 : 24-35.

MERIAUX, J.L., 1978.– Etude analytique et comparative de la végétation aquatique d'étangs et marais du nord de la France (vallée de la Sensée et bassin houiller du Nord-Pas de Calais). *Doc. phytosoc. N.S.*, vol. III, Lille, 244 p.

MOOR, M. 1936.– Zur Soziologie der *Isoetalia. Beitr. zur Geobot. Land. der Schweiz*, heft 20, 148 p.

NETIEN, G., 1993.– *Flore lyonnaise*. Soc. Linnéenne de Lyon Ed. : 623 p.

OBERDORFER, E., 1970.– *Pflanzensociologische Exkursionsflora für Süddeutschland*. Ulmer, Stuttgart, 987 p.

PHILIPPART, B., 1992.– Virelles : un étang en voie de régénération. *Bull. Soc. Et. Aves*, 29 : 48 p.

REYNAUD-BEAUVERIE. M.A., 1935.– Différents modes d'atterrissement des étangs de la Dombes. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 82 : 359-375.

REYNAUD-BEAUVERIE, M.A., 1936.– Quelques observations écologiques sur les principales associations végétales de la Dombes. *Bull. Soc. Nat. et Arch. de l'Ain*, 50 : 141-168.

RICHARD, L., 1935.– Note sur la flore du réservoir de la Vingeanne. *Bull. Soc. Et. Sc. Nat. Haute Marne*, 15 : 26-36.

ROYER, J.M., 1974.– Etude phytosociologique des groupements des étangs asséchés de Puisaye. *Doc. Phytosoc.*, 6, 1-15.

SCHAEFER, O., 1985.– Profils de végétation sur vase exondée dans les étangs de Bresse Comtoise (Jura). *Coll. phytosoc.* XIII, Bailleul, 749-765.

SCHAEFER-GUIGNIER, O., 1994.– *Weiher in der Franche-Comté : eine floristisch-ökologische und vegetationskundliche Untersuchung*. Dissertationes Botanicae, Berlin-Stuttgart, 239 p.

VERZIER, J., 1985.– L'étang... facteur d'équilibre en Dombes. *Revue de l'Acad. de Dombes*, 4 : 17-18.

ENGLISH ABRIGED VERSION

Fish ponds in the Dombes region (east of France), are generally dryed out every 3 or 4 years and kept empty for a year. Traditionally, the bottom of these ponds was then cultivated, with oat or more recently with maize. Nowadays, this management practice tends to evolve towards more spaced out periods of drying out, during which the ponds are not necessarily cultivated any more. Moreover, the slope of the banks is often modified in order to prevent the natural process of sedimentation that leads to the filling up of the pond; these works can be detrimental to the shallow banks which become progressively clear of water at the end of the spring.

In 1995 and 1996, we have censused protected or rare plant species in a sample of 153 ponds, 50 of them being in their drying out period. These ponds were selected to represent different management techniques currently implemented in Dombes. On the whole, 36 species were censused.

Results show that, after a drying out period, a mean number of 6 species can be found in the first year (with the highest frequencies for *Ranunculus sceleratus*, *Callitriche hamulata*, *Carex bohemica*). This number decreases to 4,7 in the second year, and comes back to 6 from the third year onward, even in ponds which have not been dryed out for 6 to 10 years. In these latter, *Utricularia vulgaris*, *Eleocharis ovata*, *Sparganium emersum* reach their highest frequencies, but the rare species are often not very abundant (less than 50 stems per species).

When empty ponds are cultivated, the abundance of rare plant species during the two following years is higher than in the ponds which are not cultivated: 6,6 ± 3,2 species, vs. 4,9 ± 2,9 in the first year, 5,1 ± 3,2 vs. 3,6 ± 1,6 in the second year.

The following species are more frequent after cultivation: *Elatine alsinastrum*, *Damasonium alisma*, *Scirpus mucronatus*, *Scirpus supinus*, *Pulicaria vulgaris*; on the other hand, the frequencies of *Carex bohemica* and *Ludwigia palustris* are lower.

The abundance of rare plant species is also linked to the early appearance of mudbeds as the water level is getting lower due to evaporation: 4,4 ± 2,8 species when no mudbed is available at the beginning of august, 5,4 ± 2,5 when mudbeds are available in july, 6,5 ± 3,2 when mudbeds are available from early june. In ponds where some very flat banks were experimentally ploughed at the end of the winter, in order to eliminate invasive vegetation, the number of species amounted to 8,6 ± 2,7. *Scirpus mucronatus*, *Scirpus supinus*, *Ranunculus sceleratus*, *Eleocharis ovata* are more often found in the ponds where early mudbeds are available in june, than in the ones where mudbeds appear only in july. On the other hand, *Spirodela polyrhiza* and *Zannichellia palustris* are more frequent in ponds that are still without mudbeds at the beginning of august.

The number of plant species found in ponds grazed by horses or cows (5,5 ± 2,8) is not very different from the mean number in not grazed ones (5,8 ± 3,1).

In the period when the ponds are dryed out, the abundance of rare plant species is higher when the bottom is not cultivated (3,9 ± 1,3 and 3,2 ± 1,3 species, with and without ploughing respectively). Maize cultivation is especially unfavourable (only 1,3 ± 1,3 species).

In Dombes, not flooded edges of formerly cultivated grounds, which become attractive for nesting waders in the following spring, are also valuable for the typical species of banks not overgrown with invasive and dense vegetation. Yet, the use of fertilizers could be responsible for the scarcity of other species (*Baldellia repens*, *Apium inundatum*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens*, *Elatine triandra*, *Alisma gramineum*, *Illecebrum verticillatum*).

VERSION FRANÇAISE CONDENSÉE

Les étangs piscicoles de la Dombes sont généralement vidés tous les 3 à 5 ans et mis en assec pendant une année. Traditionnellement, le fond de ces étangs était alors mis en culture, en particulier d'avoine, ou plus récemment de maïs. Cette gestion tend aujourd'hui à évoluer vers des périodes d'assec plus espacées, pendant lesquelles tous les étangs ne sont pas systématiquement cultivés. Le profil des berges est également modifié pour lutter contre les processus naturels de comblement, parfois au détriment des grèves plates qui se découvrent progressivement à partir de la fin du printemps.

La flore protégée ou rare a été recherchée en 1995 et 1996 sur un échantillon de 153 étangs dont 50 en assec. Ces étangs ont été sélectionnés pour représenter différents modes de gestion actuellement mis en œuvre. Au total, 36 espèces y ont été recensées. Les résultats indiquent qu'après une année d'assec, le nombre moyen d'espèces recensées est alors de 6 la première année (avec les meilleures fréquences pour *Ranunculus sceleratus*, *Callitriche hamulata*, *Carex bohemica*), diminue à 4,7 la seconde, et revient à 6 à partir de la troisième année, même sur des étangs qui n'ont pas été asséchés depuis 6 à 10 ans. Sur ces derniers, *Utricularia*

Source : MNHN

vulgaris, *Eleocharis ovata*, *Sparganium emersum* montrent leurs meilleures fréquences, cependant les espèces présentes sont souvent peu abondantes.

Lorsque les étangs asséchés sont cultivés, leur richesse en éléments floristiques remarquables pendant les deux années suivantes d'évolage est supérieure à celle des étangs asséchés non cultivés : 6,6 ± 3,2 espèces contre 4,9 ± 2,9 la première année, 5,1 ± 3,2 contre 3,6 ± 1,6 la seconde année. Les espèces plus fréquentes après une culture sont : *Elatine alsinastrum*, *Damasonium alisma*, *Scirpus mucronatus*, *Scirpus supinus*, *Pulicaria vulgaris*. À l'inverse, *Carex bohemica* et *Ludwigia palustris* présentent des fréquences moins élevées.

La richesse floristique est également corrélée à la précocité d'émergence des vasières : 4,4 ± 2,8 espèces lorsqu'aucune vasière n'est encore apparue au début août, 5,4 ± 2,5 sur les étangs présentant des vasières en juillet, 6,5 ± 3,2 lorsque les vasières apparaissent dès le début de juin et 8,6 ± 2,7 sur des étangs où des berges plates ont été passées expérimentalement au rotavateur en fin d'hiver pour éliminer la végétation existante. *Scirpus mucronatus*, *S. supinus*, *Ranunculus sceleratus* et *Eleocharis ovata* sont trouvés plus fréquemment sur les étangs avec des vasières précoces (juin) que sur les étangs avec des vasières tardives (juillet), mais *Spirodela polyrhiza* et *Zannichellia palustris* sont plus fréquentes sur les étangs sans vasières au début d'août.

Enfin, le nombre d'espèces trouvées sur les étangs pâturés (5,5 ± 2,8) est peu différent de la moyenne des étangs non pâturés (5,8 ± 3,1).

Pendant l'année d'assec, la flore est plus riche lorsque l'étang n'est pas cultivé (3,9 ± 1,3 et 3,2 ± 1,3 espèces avec et sans labour). La culture du maïs est par comparaison moins propice (1,3 ± 1,3 espèces).

En Dombes, la bordure exondée d'une ancienne culture d'assec qui devient au printemps attractive pour certains limicoles nicheurs, devient donc aussi très favorable à certaines espèces végétales caractéristiques des grèves non envahies par une végétation dense. Toutefois, l'utilisation de fertilisants pour le besoin de ces cultures pourrait être responsable de la rareté d'autres espèces moins adaptées à l'eutrophisation des vases, comme *Baldellia repens*, *Apium inundatum*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens*, *Elatine triandra*, *Alisma gramineum*, *Illecebrum verticillatum*.

Source : MNHN

Ecologie, t. 28 (4) 1997 : 337-350

LES FACTEURS DE CONTRÔLE DE LA BIODIVERSITÉ DANS UN PAYSAGE RURAL : UNE APPROCHE AGRO-ÉCOLOGIQUE*

Didier ALARD & Isabelle POUDEVIGNE

Université de Rouen, Laboratoire d'Ecologie, UFR Sciences, F-76821 Mont Saint-Aignan Cedex
e-mail : didier.alard@univ.rouen.fr

SUMMARY
(original scientific paper)

FACTORS CONTROLLING BIODIVERSITY IN A RURAL LANDSCAPE: AN AGRO-ECOLOGICAL APPROACH.
Grassland plant diversity is studied in a rural landscape of the Seine valley at two hierarchical levels: (i) the plant community, for the assessment of species diversity and ecological diversity; (ii) the landscape, for the assessment of structural diversity and spatial organization. The landscape of the Seine valley is composed of agro-ecological units which are the result of the strong spatial correlation between habitat and land use, and which occur along a topographical gradient. Landscape changes during the period 1963-1989 reveal an increase in landscape structural diversity and in the fragmentation of these former agro-ecological units. At the scale of grassland plant communities, the assessment of the amplitude of habitat for each species and of the ecological diversity for each community gives information on (i) the vulnerability of plant species in relation to habitat fragmentation, and (ii) the community disorganization when grassland management is altered or abandonned.

KEY WORDS: Landscape - Grassland ecosystem - Species diversity - Ecological diversity - GIS - Management - Upper Normandy - France.

RÉSUMÉ
(travail original)

La diversité biologique des écosystèmes prairiaux est étudiée dans un paysage rural de la vallée de Seine à deux niveaux hiérarchisés : (i) la communauté végétale pour l'évaluation de la diversité spécifique et de la diversité écologique; (ii) le paysage végétal pour l'évaluation des diversités structurelle et d'organisation. Le paysage de vallée de Seine est structuré en unités agro-écologiques, qui résultent d'une forte corrélation spatiale entre les variables de milieu physique et d'utilisation, et qui s'organisent en séquences topographiques. La dynamique de paysage au cours de la période 1963-1989 révèle une augmentation de la diversité structurelle et une désorganisation (morcellement) des unités agro-écologiques. À l'échelle des phytocénoses, ce sont les mesures symétriques d'amplitude d'habitats (AH) pour les espèces et de diversité écologique (DE) pour les communautés qui présentent une valeur prédictive pour l'évaluation de (i) la vulnérabilité des espèces face au morcellement des unités de paysage et (ii) la désorganisation des communautés face aux changements ou à l'abandon des pratiques de gestion.

MOTS CLÉS : Paysage - Écosystème prairial - Diversité spécifique - Diversité écologique - SIG - Gestion - Haute Normandie - France.

INTRODUCTION

La biodiversité est actuellement un enjeu majeur de la recherche en écologie et de la préservation de l'environnement (SOLBRIG et al., 1994 ; ACADÉMIE DES SCIENCES, 1995). D'abord considérée sous l'angle descriptif comme mesure de la variabilité des organismes vivants dans les systèmes écologiques (PEET, 1974), la diversité biologique suscite de plus en plus de questions quant à sa signification fonctionnelle (SCHULZE & MOONEY, 1994). Parallèlement, des travaux soulignent les différents niveaux d'approche de la diversité qui possède à la fois une dimension biologique, du gène à l'écosystème, et spatiale, du local au global (SOLBRIG, 1991 ; SCHEINER & REY BENAYAS, 1994).

L'approche fonctionnelle s'oriente actuellement autour de deux questions (Mc NAUGTHON, 1993) : quelles informations apporte l'évaluation de la biodiversité (i) sur les processus de base des écosystèmes (fonctions de productivité, de stockage de nutriments ou d'espèces, etc.) et (ii) sur sa stabilité ? Ces deux questions soulèvent deux aspects complémentaires qui ont trait aux performances internes

* Manuscrit reçu le 9 mai 1997 ; version révisée acceptée pour publication le 1er septembre 1997.

Source : MNHN

de l'écosystème et aux relations qui le lient avec son environnement (réseau d'échanges...).

Notre approche vise à évaluer la diversité floristique dans les écosystèmes prairiaux d'un paysage rural dans une optique de gestion de la biodiversité. Elle repose sur deux niveaux d'analyse que sont le paysage et les communautés végétales. Le paysage est appréhendé comme une mosaïque d'habitats susceptibles ou non d'accueillir la flore prairiale. Cette capacité dépend de l'état du paysage : grain, structure, combinaison des variables d'habitats (FORMAN & GODRON, 1986) et de son évolution. Les communautés prairiales s'inscrivent, elles, dans un double gradient de milieu et de gestion qui influence la composition floristique (GRIME, 1973) et structurelle.

La diversité est appréhendée à différents niveaux hierarchisés (ALLEN & STARR, 1982) : (i) diversité spécifique et diversité des assemblages d'espèces à l'échelle des communautés prairiales (BLONDEL, 1995), (ii) diversité structurale et d'organisation à l'échelle du paysage (DE PABLO *et al.*, 1988). Après avoir analysé les relations existant entre ces différents niveaux, nous avons tenté d'évaluer l'intérêt de ces mesures dans une optique de conservation ou de restauration des biocénoses.

SITE D'ÉTUDE

Le site de St Martin-de-Boscherville est situé en vallée de Seine en Haute-Normandie et est constitué d'une mosaïque paysagère à dominante herbagère qui présente un large gradient d'habitats prairiaux (des prairies humides aux pelouses sèches). Ce site représente également un espace rural représentatif de la région dans sa diversité, son évolution et ses contraintes rurales et périurbaines (ALARD & FRILEUX, 1992). L'analyse de paysage a été réalisée sur l'ensemble du site qui comprend 1 480 ha ; l'analyse des communautés prairiales a été réalisée sur une bande transect de 1 000 m x 1 500 m. (FIG. 1). La taille et la position de ce transect dans la vallée de Seine proche de

FIG. 1.– Vue aérienne partielle du site de Saint-Martin de Boscherville en vallée de Seine prise en 1989 montrant la mosaïque paysagère qui s'organise le long du gradient topographique. La bande transect de paysage pour l'étude des communautés (voir texte) est matérialisée par le pointillé blanc.

Partial aerial view of the Saint-Martin de Boscherville site in the Seine valley, in 1989, showing the landscape mosaic organized along the topographical gradient. The dotted line represents the landscape transect used for the study of the different communities (see text).

Source : MNHN

FIG. 2.– Localisation des relevés botaniques, couvrant l'ensemble du gradient d'habitats de la flore prairiale.

Location of the different botanical relevés over the entire gradient of grassland flora habitats.

Rouen permettent de rencontrer l'ensemble des unités de paysage de cette partie de vallée ainsi que d'en conserver l'orientation topographique (du plateau vers la rive).

MÉTHODES

Du fait du double déterminisme de la flore prairiale (DELPECH, 1982), deux types de variables sont étudiés pour la caractérisation des habitats prairiaux : des variables stationnelles reflétant les conditions de milieu et des variables d'utilisation caractérisant la gestion.

À l'échelle du paysage, la délimitation des milieux a été réalisée d'après la carte géologique du BRGM au 1 : 50 000 (BRGM, 1980). Les données d'utilisation sont caractérisées par l'occupation des sols, évaluée d'après les photos aériennes de l'IGN pour deux dates (1963 et 1989). Ces données ont été cartographiées par système d'information géographique (Mac map 1.3) pour le calcul de la diversité structurelle et de l'organisation du paysage. La diversité structurelle est calculée sur la base d'un indice global de SHANNON sur les proportions des types d'occupation du sol ou d'écosystèmes. L'organisation est définie

Source : MNHN

par l'indice C (De Pablo *et al.*, 1988) qui est également un indice du groupe de la théorie de l'information. Cet indice varie entre 0 et 1 et mesure le degré de connectance entre les variables d'habitat, milieu et gestion (Phipps *et al.*, 1986). Il est donné par la formule "C = (H(V) - H(VSj)) / H(V)" où $H(V) = -\sum pi \log_2(pi)$ et pi est la proportion d'occupation du sol dans le paysage, H(V) est la diversité structurelle du paysage, et H(VSj) est la diversité d'occupation sur chaque type stationnel Sj.

Les communautés herbacées sont étudiées à l'aide de relevés floristiques effectués au sein de parcelles gérées ou abandonnées ou encore dans les talus routiers ou marges parcellaires, afin de recenser l'ensemble des habitats de la flore des prairies (Fig. 2). Ils sont réalisés d'après la méthode phytosociologique (Guinochet, 1973) sur des surfaces de 20 m². Pour chaque relevé, l'abondance relative des espèces a été estimée avec 16 quadrats (0,25 m x 0,25 m) distribués aléatoirement dans la surface de relevé homogène ou répartis régulièrement dans le cas de limites parcellaires. Pour chaque relevé, seize variables locales (physionomie de la végétation, données stationnelles et de gestion) ont été collectées de manière à fournir l'information sur les caractéristiques écologiques et agronomiques des communautés prairiales.

Les données de l'étude des communautés prairiales ont été regroupées en deux matrices puis étudiées par analyses multivariées (logiciel STAT-ITCF). La première matrice [44 relevés X 16 variables] est analysée par ACP (Analyse en Composantes Principales) puis classé par CAH (Classification Ascendante Hiérarchique) de manière à définir des groupes de relevés ayant des caractéristiques locales similaires. La seconde matrice [44 relevés x 150 espèces] est analysée par AFC (Analyse Factorielle des Correspondances) puis classée par CAH dans le but de la croiser avec la précédente et d'identifier les principaux habitats prairiaux. Les corrélations entre les deux analyses ont été calculées sur la base des coordonnées des relevés milieux et végétation (Cooper, 1985; Mercier *et al.*, 1992).

Sur la base des relevés, la richesse ou diversité spécifique α (nombre d'espèces par relevé) sont estimées pour les communautés. À l'échelle du paysage, on a également évalué la diversité ß (Blondel, 1995; Scheiner & Rey Benayas, 1994) qui est une diversité inter-habitat estimée avec l'index de Sorensen (I = 2c/a + b où a et b représentent respectivement le nombre d'espèces recencées sur deux habitats et, c le nombre d'espèces communes aux deux habitats).

Sur la base des mesures symétriques de variance sur le premier facteur de l'AFC du tableau [relevés X espèces], on a mesuré également les amplitudes d'habitats (AH) des espèces prairiales, ainsi que la diversité écologique (DE) des communautés (Chessel *et al.*, 1982). AH est la mesure, pour chaque espèce, de la dispersion des relevés où cette espèce se distribue le long du premier facteur de l'analyse (variance inter-relevé). DE est la mesure, pour chaque relevé, de la dispersion des espèces du relevé le long du même facteur (variance intra-relevés). AH est assimilable à la "largeur" de niche écologique de l'espèce sur le gradient, et DE mesure la "cohérence des assemblages" d'espèces (Balent & Courtiade, 1992).

RÉSULTATS

ORGANISATION ET DYNAMIQUE DU PAYSAGE

La superposition par le SIG des cartes de milieu et d'utilisation met en évidence une corrélation spatiale des variables d'habitats. Le paysage de Saint-Martin (Fig. 1) présente une séquence d'écosystèmes et d'occupation (forêt-pelouses sèches-culture-habitations-bocage herbager humide) qui suit le gradient topographique et géologique (argile-craie-colluvions-haute terrasse-alluvions modernes). Cette corrélation est plus forte en 1963 qu'en 1989 comme le montre la comparaison des deux cartes d'occupation du sol (Fig. 3) et l'évolution de l'indice C (Fig. 4) qui baisse de 29 % au cours de la période considérée.

Cette évolution résulte de changements quantitatifs et qualitatifs de la mosaïque d'utilisation du paysage. Le tableau I résume les principaux changements au cours de la période 1963-1989 : augmentation du grain paysager et de la diversité structurelle. Ces changements sont liés à une répartition plus équilibrée entre types d'usages et une augmentation de la taille des parcelles avec pour corollaire une réduction des marges et linéaires associés aux limites parcellaires.

Le tableau II illustre le détail de ces transformations pour les habitats du paysage. Globalement, la diminution sensible de certains types d'écosystèmes (prairies, pelouses calcicoles) se fait au profit de l'apparition ou de l'extension d'autres usages (culture, habitations, peupleraie). Les cartes permettent également de visualiser ces transitions et le morcellement des unités de paysage qui en résulte.

TYPOLOGIE DES HABITATS PRAIRIAUX

L'ACP de la matrice [relevés X stations] hiérarchise les gradients de physionomie de végétation, de milieu et de gestion le long desquels se localisent les relevés. L'axe 1 (36,5 % de la variance totale) se définit comme un

Fig. 3.– Cartes des substrats géologiques et d'occupation du sol pour le site de Saint-Martin de Boscherville recensées par SIG pour les années 1963 et 1989 à partir des photos aériennes de l'IGN.

Maps soil types and land uses on the Saint-Martin de Boscherville site inventorized by GIS for the years 1964 and 1989, from IGN aerial photographs.

Source : MNHN

SUBSTRAT
1963
1989
Argile à silex
Craie
Colluvions
Alluvions anciennes
Alluvions modernes basses
Alluvions modernes hautes
Routes
Haies en 1963 et 1989
Haies en 1963
Limites de parcelles
Seine
Plan d'eau
Habitation
Habitation et vergers
Vergers
Culture
Peupleraie
Prairie
Prairie abandonnée
Prairies calcicoles
Prairies calcicoles abandonnées
Bois humide
Forêt

Source : MNHN

gradient de milieux qui oppose les sols superficiels et secs sur pentes fortes aux sols humides et profonds de la vallée alluviale. Ce gradient est clairement assimilable au gradient des unités de paysages identifié précédemment comme le suggère la corrélation entre la répartition spatiale et les coordonnées sur l'axe 1 des relevés. L'axe 2 (13,7 %) oppose les relevés à végétation basse et ouverte des relevés à végétation fermée, haute et dense. Les variables d'utilisation (man, siz, for) sont à relier à la fois au gradient de milieu (occupation du sol) et au gradient de physionomie (intensité de gestion). La classification par CAH révèle trois groupes (A, B, C) qui sont différenciés dans cet espace factoriel (FIG. 5).

L'AFC de la matrice [relevés X espèces] hiérarchise les gradients de végétation qui définissent la distribution des espèces sur les stations. L'axe 1 (13,6 % de l'inertie totale) oppose des espèces de milieux secs et calcaires (*Hippocrepis comosa, Helianthemum nummularium, Buplerum falcatum...*) aux espèces des prairies humides

TABLEAU I.– Evolution de quelques variables structurelles du paysage de Saint-Martin pour la periode 1964-1989.

Evolution of a few structural variables of the landscape of St. Martin between 1964 and 1989.

	ANNÉE 1963	ANNÉE 1989	ÉVOLUTION EN %
Diversité structurelle	0.67	0.71	+ 5.97
Nombre de parcelles	994	800	- 19.5
Surface moyenne des parcelles en ha	1.52	1.78	+ 17.1
Longueur des limites de parcelles en m	271 711	257 818	- 5.1
Longueur des haies en mètres	144 363	58 918	-40.5

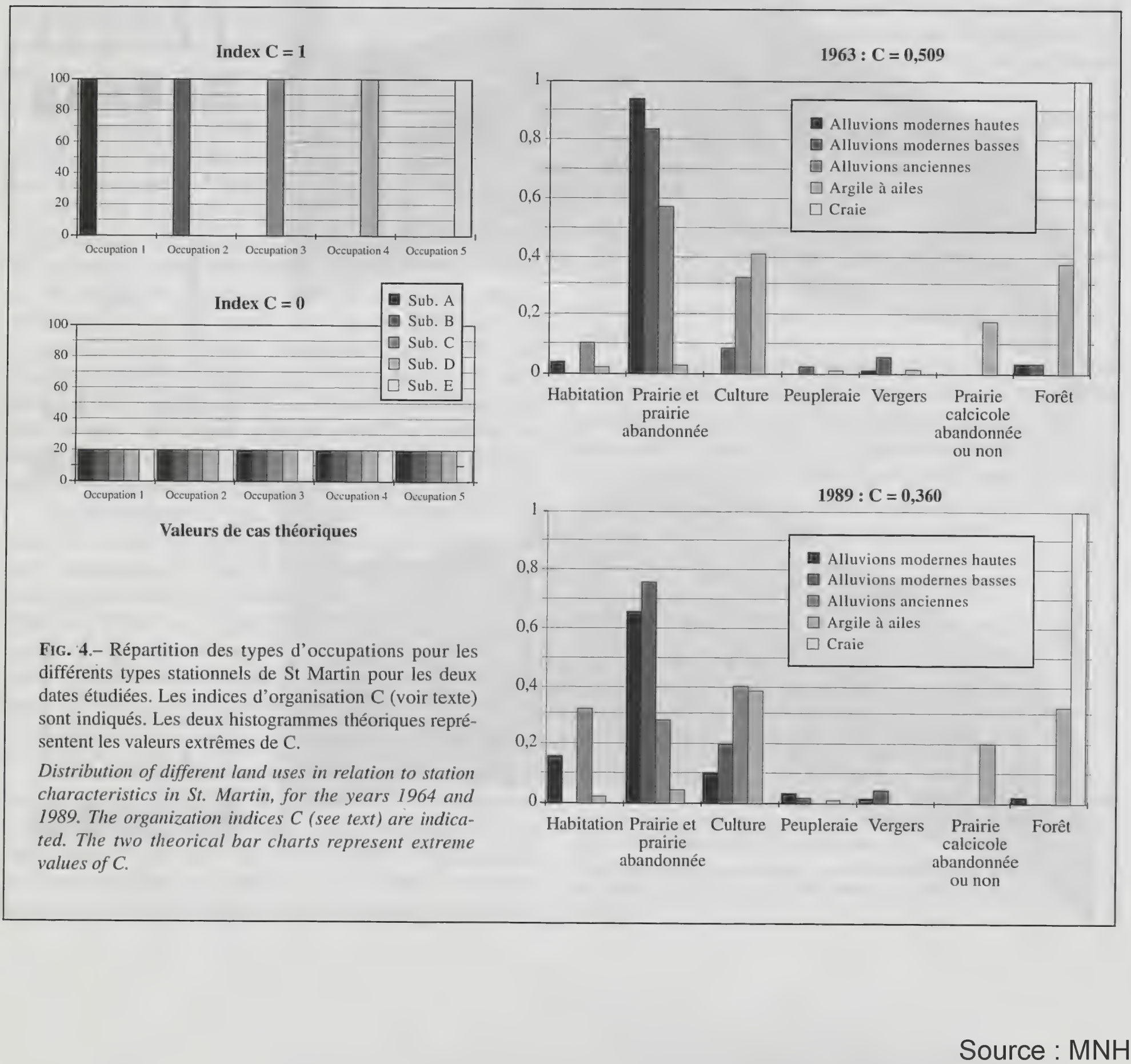


FIG. 4.– Répartition des types d'occupations pour les différents types stationnels de St Martin pour les deux dates étudiées. Les indices d'organisation C (voir texte) sont indiqués. Les deux histogrammes théoriques représentent les valeurs extrêmes de C.

Distribution of different land uses in relation to station characteristics in St. Martin, for the years 1964 and 1989. The organization indices C (see text) are indicated. The two theorical bar charts represent extreme values of C.

Source : MNHN

TABLEAU II.– Évolution quantitative des types d'occupation et d'écosystèmes dans le paysage de Saint-Martin pour la periode 1964-1989.
Quantitative evolution of land use and ecosystems in the landscape of Saint-Martin between 1964 and 1989.

	1963			1989			
Types d'occupation	**Surface en ha (S1)**	**Nombre de parcelles**	**% dans le paysage**	**Surface en ha (S2)**	**Nombre de parcelles**	**% dans le paysage**	**Évolution en %: S1/S2 x 100**
Habitation	25,84		1,7	84,16		5,5	+225,7
Habitation et verger	148,83		9,8	143,38		9,5	-3,7
Prairie	740,81	575	49,0	551,59	357	36,4	-25,5
Prairie abandonnée	9,2	10	0,6	59,07	47	3,1	+542,0
Culture	243,27	198	16,1	353,23	219	23,4	+45,0
Peupleuraie	9,79	13	0,6	21,98	21	1,5	+124,0
Verger	40,57		2,7	37,87		2,5	-6,6
Pelouse calcicole	58,78	36	3,9	39,24	21	2,6	-33,2
Pelouse abandonnée				11,56	13	0,7	
Forêt alluviale	23,66	6	1,6	5,17	1	0,3	-78,0
Forêt	211,59		13,9	202,92		13,4	-4,0
Plan d'eau				1,8	6		

TABLEAU III.– Présentation et caractéristiques des cinq habitats prairiaux identifiés sur la base des données floristiques et de station.
Characteristics of the five grassland vegetation types identified from station and floristic data.

Groupes de relevés (AFC)	**Milieu**	**Type d'habitat**	**Groupes d'espèces différentielles majeures**
1	Rendzine sur craie	pelouses calcicoles et limites calcicoles	*Helianthemum nummularium, Buplerum falcatum, Sanguisorba minor*
2	Sols bruns sur colluvions calcaires	friches post culturales nitratophiles et adventices de culture	*Anthriscus sylvestris, Arrhenaterum elatius*
3	tous les milieux de la vallée alluviale et colluvions	limites peuplées d'adventices de culture	*Urtica dioica, Artemisia vulgaris, Achillea millefolium*
4	alluvions humides	prairies alluviales à gestion semi-intensive	*Hordeum secalinum, Agrostis stolonifera,*
5	alluvions très humides	prairies à gestion extensive	*Juncus acutiflorus, Lychnis flos-cuculi, Filipendula ulmaria*

(*Lychnis flos-cuculi, Glyceria fluitans, Œnanthe peucedanifolia*...). L'axe 2 (7,7 %) oppose des espèces rudérales, nitratophiles ou adventices de culture (*Anthriscus sylvestris, Artemisia vulgaris, Bromus sterilis*...) aux espèces de prairies sèches ou humides. L'espace factoriel de l'AFC définit un gradient de milieux (axe 1) de même nature que celui de l'ACP (coefficient de corrélation de 0,855 entre ces deux facteurs premiers), et un gradient trophique (axe 2) qui oppose des espèces de stratégies compétitives C et CR à des espèces CS et S (sensu Grime).

La classification des relevés de cette matrice par CAH sépare trois groupes de relevés qui, croisés avec ceux proposés par l'ACP, identifie cinq groupes sur la base des données floristiques et de station (FIG. 6). Le tableau III présente ces cinq habitats prairiaux et leurs caractéristiques floristiques et écologiques.

Source : MNHN

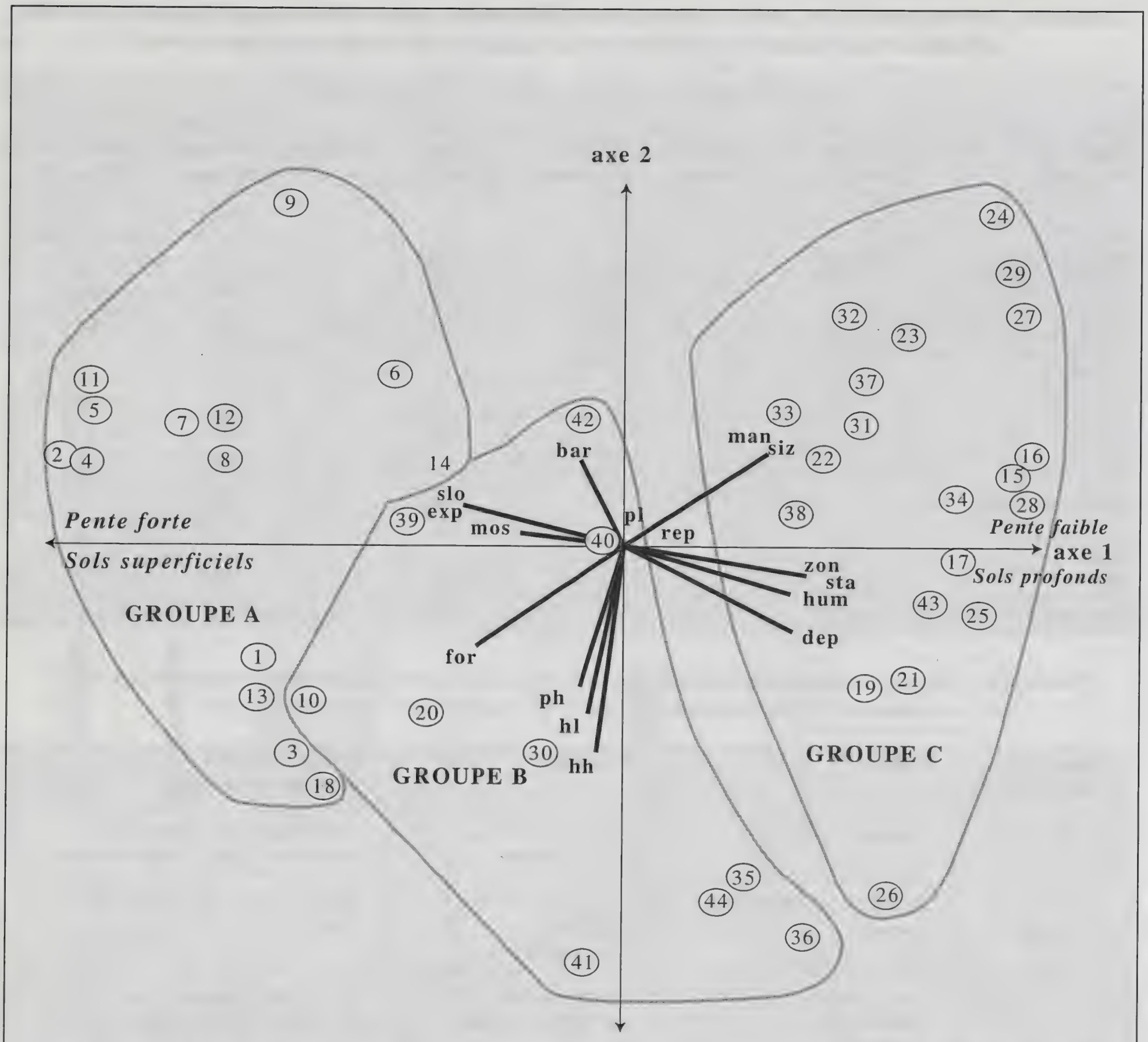


FIG. 5.– L'ACP de la matrice (44 relevés X 16 variables) distingue trois groupes : groupe A caractérise les habitats calcaires, le groupe C les habitats humides, et le groupe B les habitats intermédiaires. Les variables sont définies comme suit : sta = type de station, dep = profondeur du sol, slo = pente, exp = exposition, hum = humidité du sol, zon = zone géomorphique, for = forme d'habitat (numéroté de 1 à 7 qualitativement), siz = taille habitat, rep = représentativité du relevé (pourcentage dans la parcelle), man = gestion (évaluée de 1 à 4 de abandonné à intensivement géré), hh = hauteur herbacées hautes, lh = hauteur herbacées basses, ph = % herb. hautes, pl = % herb. basses, mos = % mousses, bar = % sol nu.

The principal Composants Analysis of the matrix (44 relevés x 16 variables) discriminates three groups: group A characterizes calcareous habitats, group C wet habitats, and group B intermediate habitat types. The variables are: sta: station type, dep: soil depth, slo: slope, exp: exposition, hum: soil humidity, zon: geomorphological zone, for: habitat type numbered 1 to 7 qualitatively), siz: habitat size, rep: representativeness of the relevé (percentage in the plot), man: management (numbered 1 to 4 from abandonned to intensively managed), hh : height of high herbaceous species, lh: height of the low herbaceous species, mos: % mosses, bar: % bare soil.

Source : MNHN

BIODIVERSITÉ DES COMMUNAUTÉS PRAIRIALES

La figure 6 donne les mesures de diversité α, DE et ß pour ces cinq groupes. On n'observe aucune corrélation entre la diversité α et le type d'habitat. La diversité écologique, quant à elle, évolue significativement le long du premier facteur de l'AFC. Cette diversité est la plus faible pour les prairies humides et augmente le long du gradient d'habitat pour être maximale dans les pelouses calcicoles.

La mesure de diversité ß visualise le "turnover" des espèces entre les différents habitats prairiaux. Ce sont les espèces du milieu du premier facteur (*Achillea millefolium, Lotus corniculatus, Bromus mollis*) qui assurent la continuité floristique entre les divers habitats du fait de leurs larges niches écologiques, calculée par l'AH (FIG. 7). Les espèces caractérisant les habitats des deux extrémités du gradient ont au contraire une niche étroite qui souligne leur spécialisation : *Buplerum falcatum, Anthyllis vulneraria, Sanguisorba minor* pour les habitats calcaires ou *Lychnis flos cuculi, Juncus acutiflorus, Filipendula ulmaria* pour les habitats humides appartiennent à cette catégorie. Cette mesure d'AH permet de définir les sites potentiels dans le paysage pour les trois types d'espèces (calcicoles, hygrophiles et mésophiles). On identifie ainsi les limites de dispersion d'une population assimilable à sa niche spatiale (FIG. 8).

DISCUSSION

L'organisation initiale du site de Saint-Martin illustre une situation propre à de nombreux paysages ruraux héritée du XIX^{e} siècle, à savoir la forte corrélation spatiale entre les types de milieu qui définissent les contraintes et les types d'usages (LIZET & RAVIGNAN, 1987). En vallée

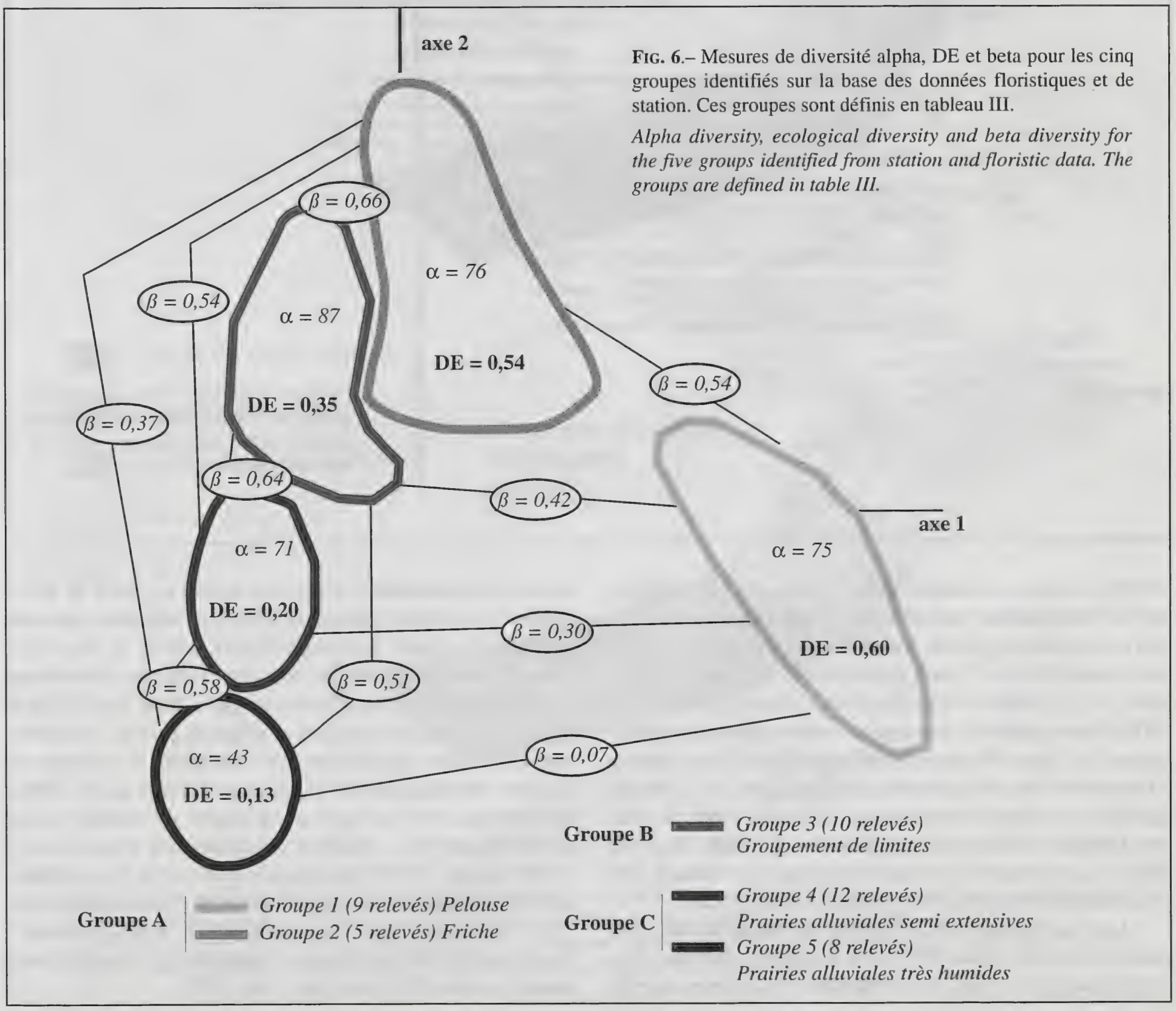


FIG. 6.– Mesures de diversité alpha, DE et beta pour les cinq groupes identifiés sur la base des données floristiques et de station. Ces groupes sont définis en tableau III.

Alpha diversity, ecological diversity and beta diversity for the five groups identified from station and floristic data. The groups are defined in table III.

Source : MNHN

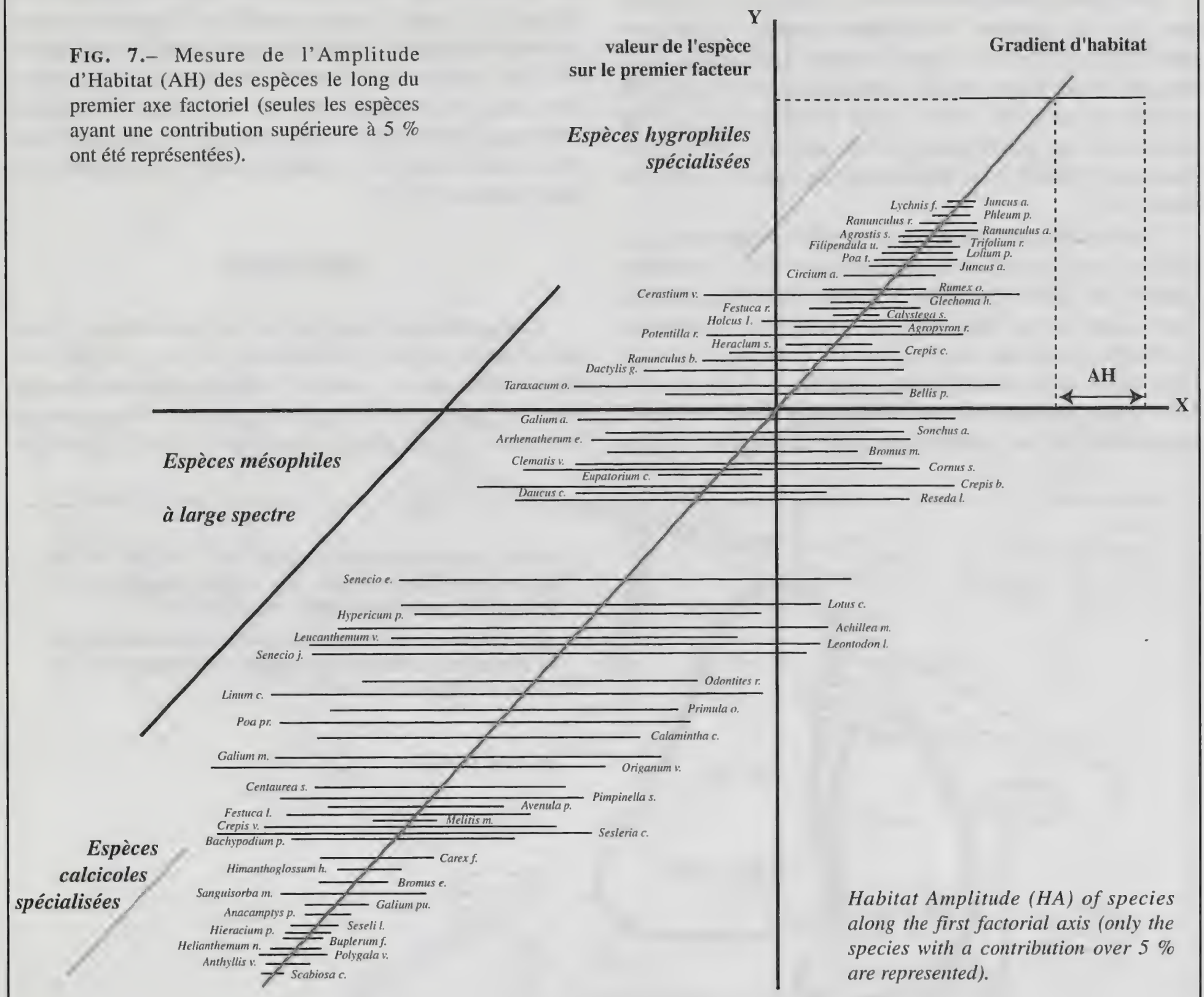


FIG. 7.– Mesure de l'Amplitude d'Habitat (AH) des espèces le long du premier axe factoriel (seules les espèces ayant une contribution supérieure à 5 % ont été représentées).

Habitat Amplitude (HA) of species along the first factorial axis (only the species with a contribution over 5 % are represented).

de Seine, cette structuration de l'espace a créé de larges unités, homogènes quant à leurs utilisations (élevage bovin en vallée alluviale, culture sur colluvions, parcours ovins sur coteaux...). Les exploitations agricoles, organisées sur ce schéma de polyculture-élevage (FRÉMONT, 1978), ont organisé le paysage en vastes unités agro-écologiques le long de topo-séquences. Parmi ces unités, l'importance des écosystèmes prairiaux dans les systèmes agricoles explique la constitution de larges zones de prairies humides et de pelouses calcicoles en vallée de Seine (FIG. 1), connues pour leur richesse floristique (DE FOUCAULT & FRILEUX, 1988 ; FRILEUX *et al.*, 1988).

Les transformations du paysage de Saint-Martin, pendant la période 1963-1989, sont marquées par une augmentation de la diversité structurelle et une diminution du degré d'organisation. Le premier aspect est dû à la diminution des prairies dans les systèmes agraires dans un contexte herbager dominant (FRUIT, 1991). L'extension des cultures qui en résulte, ainsi que celle des habitations et des friches, propres au contexte périurbain, conduisent à une diversification des types d'usage au prix du morcellement des unités agro-écologiques prairiales. Le résultat en est une "désorganisation" du paysage (PHIPPS *et al.*, 1986), au sens de la diminution du degré de connectance mutuelle entre les variables d'habitats (DE PABLO *et al.*, 1988 ; SOLON, 1990). Des travaux portant sur les systèmes agricoles suggèrent en outre le passage d'une organisation "milieu/pratique" vers une organisation "ferme/pratique", soulignant le rôle moteur des changements agricoles dans cette évolution (POUDEVIGNE *et al.*, 1997).

Source : MNHN

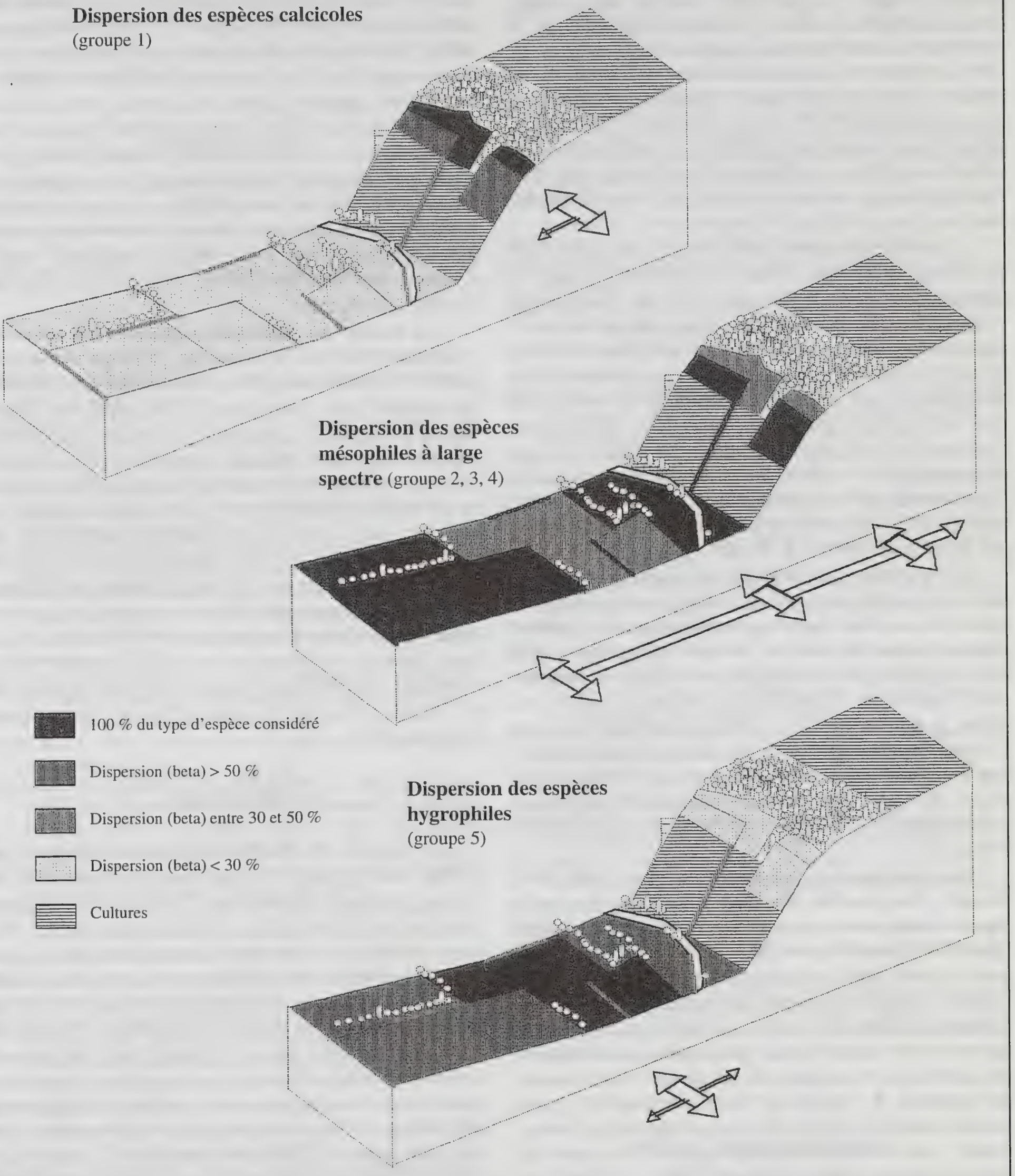


FIG. 8.– Exemples de niches spatiales pour les trois catégories d'espèces prairiales, les degrés de dispersion sont calculés d'après les valeurs de beta entre les différents groupes d'habitats. Les flèches schématisent les axes de dispersion préférentiels.
Examples of spatial niches for the three categories of grassland species. Degrees of dispersion are calculated from the beta values between the different habitat groups. Arrows materialize the main axes of dispersion.

Source : MNHN

Une des conséquences de cette dynamique est l'existence dans le paysage d'une mosaïque de prairies à niveaux d'intrant ou d'exploitation variables qui se surimpose au gradient de milieu le long du transect étudié. À l'échelle des communautés, les gradients floristiques de l'AFC suivent ces gradients sans que les variations de richesse (diversité alpha) soient significatives. La relation diversité/productivité (TILMAN & PACCALA, 1993) ne se vérifie pas ici sans doute du fait de la faible gamme de variation de pratiques sur notre échantillonnage (axe 2 de l'AFC) et du type de la mesure basé sur le simple dénombrement d'espèces (PEET, 1974).

À l'inverse, la mesure de la diversité écologique DE des relevés montre une variation significative le long des gradients de l'AFC. À richesse égale, les prairies allu-viales gérées (groupes 4 & 5) possèdent une diversité écologique plus faible (i.e. des espèces à optimums écologiques plus proches) comparée aux groupements plus mésophiles et aux pelouses calcicoles. Cela tient au fait que ces derniers sont pour l'essentiel abandonnés (pelouses) ou peu gérés (linéaire). DE indique ici une désorganisation à l'échelle de la communauté qui traduit l'invasion de celles-ci par les espèces rudérales (friche post culturale et lisière) ou les pionnières pré-forestières sur les pelouses (DUTOIT & ALARD, 1995a).

Ces résultats soulignent que les prairies sont constituées d'assemblages d'espèces pour lesquelles un habitat prairial ne constitue parfois qu'un type possible d'habitat d'accueil (diversité beta), à l'exception de quelques rares espèces spécialisées écologiquement et localisées spatialement. La mesure d'amplitude d'habitat AH permet de définir la niche spatiale de l'espèce qui peut être assimilée à l'unité fonctionnelle de l'espèce dans le paysage, c'est-à-dire l'ensemble des habitats potentiels où s'effectuent les étapes du cycle de la plante, y compris les processus d'immigration et de dispersion (FORMAN & GODRON, 1986).

Bien que chaque espèce possède sa propre unité fonctionnelle, il est possible dans notre étude de schématiser la réponse des plantes prairiales selon les trois modèles de la figure 8. On constate que ces niches spatiales se superposent avec les unités agro-écologiques précédemment décrites. Par rapport à l'évolution paysagère, la situation des espèces spécialisées de faible AH (espèces calcicoles et hygrophiles) apparaît donc comme la plus vulnérable au morcellement des unités agro-écologiques, du fait de leur faible capacité de dispersion. À l'échelle de l'unité fonctionnelle ce sont bien les structures spatiales des écosystèmes (taille, connectivité...) qui détermineront les capacités d'accueil des espèces pour ces habitats (MERRIAM, 1984). À l'échelle des communautés, ce sont au contraire les événements clés (gestion versus abandon) qui déterminent l'existence d'assemblages d'espèces cohérents et participent au maintien de la diversité spécifique (BLONDEL, 1995).

La dimension spatiale apparaît ici fondamentale dans une évaluation finalisée de la biodiversité. Pour le gestionnaire, il s'agit de conserver une biodiversité exprimée ou de la restaurer là où elle a disparu. Si le régime de perturbation (gestion) est un facteur clé de la conservation de la richesse spécifique des communautés (GIBSON, 1986), la restauration apparaît d'autant plus difficile dans ces écosystèmes prairiaux qu'ils sont isolés (îles d'habitats) et que les phénomènes de mémoire séminale (banque de graine) sont de courte durée, à l'exemple des pelouses calcicoles (DUTOIT & ALARD, 1995b). Les processus de dispersion/recolonisation des espèces au sein des unités fonctionnelles apparaissent donc comme la principale source d'espèces pour la restauration de la biodiversité dans des écosystèmes dégradés.

Les mesures de biodiversité soulignent la nécessite d'une gestion à l'échelle du paysage plutôt qu'à celle de la parcelle. La dimension paysagère est définie par les unités fonctionnelles des écosystèmes ou des populations végétales. Elle permet de considérer l'ensemble des habitats potentiels d'un pool régional d'espèces dont les écosystèmes ne sont qu'un échantillon. Les capacités d'accueil de ces habitats découlent des transformations paysagères que l'on peut évaluer par les indices d'organisation du paysage. Les mesures d'Amplitude d'Habitat et de Diversité Écologique ont l'intérêt d'intégrer globalement cette dimension paysagère. Elles renseignent sur le statut d'une espèce au sein d'un paysage considéré (espèce localisée, dispersée ou généraliste) et sur le degré de "cohérence" des assemblages d'espèces dans une communauté qui permet d'estimer la stabilité de ces assemblages (BALENT, 1991).

CONCLUSION

Les mesures de diversité à différentes échelles d'un paysage rural montrent les liens pouvant exister entre les niveaux paysage et communauté. La diversité des écosystèmes au sein d'un paysage (diversité structurelle) renseigne sur la variété des types d'usages mais informe peu sur la diversité au sein même des écosystèmes. La mesure d'organisation permet de décrire le lien spatial entre les types d'usages et les gradients de milieux. Dans notre étude, cette mesure a mis en évidence le degré de morcellement des compartiments du paysage et ses possibles conséquences sur les processus écologiques (dispersion, effet de masse). Les mesures locales de la diversité au sein des communautés, si elles renseignent sur la richesse spécifique globale, ont cependant peu de valeur prédictive. Les mesures simultanées d'amplitude d'habitats et de diversité écologique permettent au contraire d'identifier les taxons spécialisés donc vulnérables et les communautés désorganisées donc prioritaires. Dans une optique de

Source : MNHN

conservation de la biodiversité, ces données soulignent la nécessité d'une approche multi-niveaux : le gestionnaire doit préserver des communautés cohérentes par le maintien de perturbations clés (pâturage) mais aussi maintenir les écosystèmes dans des unités de paysage viables pour les populations végétales.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Sabine van Rooij (Nimègue), Luc Degolbery (Rouen) et le laboratoire MTG Université de Rouen pour leur contribution à l'étude sur système d'information géographique, le Ministère de l'Environnement (Comité EGPN, convention DGAE/SRAE/95067, MNHN) pour son soutien financier.

BIBLIOGRAPHIE

ACADÉMIE DES SCIENCES, 1995.– *Biodiversité et environnement.* Tec & Doc, Londres.

ALARD, D. & FRILEUX, PN., 1992.– Designation of and Institutional arrangements for protected landscapes in France (a review and a case study in Normandy). *In* Broom, C. & Perry, B. (eds), *Protected Landscapes : A Comparative European Perspective.* UK Council of Europe conference, University of Hertfordshire, September 1992 : 125-148.

ALLEN, T.F.H. & STARR, T., 1982.– Hierarchy *Perspectives for Ecological Complexity.* Chicago : University of Chicago Press.

BALENT, G., 1991.– Construction of a reference frame for studying changes in species composition in grasslands : the example of an old-field succession. *Options Méditerranéenes. Série Séminaires,* 15 : 73-81.

BALENT, G. & COURTIADE, B., 1992.– Modelling bird communities/landscape pattens relationships in a rural area of South-Western France. *Landscape Ecology,* 6 : 195-211.

BLONDEL, J., 1995.– *Biogéographie. Approche écologique et évolutive* : Masson, Paris.

CHESSEL, D., LEBRETON & PRODON, R., 1982.– Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces relevés : Cas d'un gradient simple. *C. R. Acad. Sci. Paris,* 295 : 83-88.

COOPER, A., 1985.– Vegetation and soils of seminatural decidous woods in northeast Ireland. *Vegetatio,* 64 : 67-74.

DE FOUCAULT, B. & FRILEUX, PN., 1988.– Étude phytosociologique des corniches et côtes calcaires de la basse vallée de la Seine (des Andelys à Rouen). *Doc. Phyto.,* 11 : 159-183.

DELPECH, R., 1982.– La végétation prairiale, reflet du milieu et des techniques. *B.T.I.* : 370-372, 363-373.

DE PABLO, C.L, MARTIN DE AGAR, P., GOMEZ SAL, A., & PINEDA, F.D., 1988.– Descriptive capacity and indicative value of territorial variables in ecological cartography. *Landscape Ecology,* 1 : 203-211.

DUTOIT, T. & ALARD, D., 1995a.– Mécanisme d'une succession végétale secondaire en pelouse calcicole : une approche historique. *C. R. Acad. Sciences,* 318 : 897-907.

DUTOIT, T. & ALARD, D., 1995b.– Permanent seed bank in chalk grassland under various management regimes : their role in the restoration of species-rich plant communities. *Biodiv. & Conserv.*, 4 : 939-950.

FORMAN, R.T.T. & GODRON, M., 1986.– *Landscape Ecology.* John Wiley and sons, eds. New York : 619 p.

FRÉMONT, A., 1978.– Croissance et crise de l'agriculture Bas-Normande : essai d'interprétation. *Études Normandes,* 3 : 1-27.

FRILEUX, PN., DE FOUCAULT, B., ROY, J., 1988.– Étude de la végétation prairiale de la basse vallée de la Seine enter Rouen et l'estuaire. (Seine Maritime France). *Coll. Phyto.*, 16 : 233-240.

FRUIT, J.-P. 1991.– Évolution de l'agriculture par canton en Haute Normandie. *In Agriculture et Espace rural en Normandie, Problèmes et Perspectives. Études Normandes,* 1 : 73-93.

GIBSON, C.WD., 1986.– Management history in relation to changes in the flora of different habitats on a oxfordshire estate, England. *Biol. Cons.*, 38 : 217-232.

GRIME, J.-P., 1973.– Control of species density in herbaceaous vegetation. *J. Env. Management.*, 1 : 151-167.

GUINOCHET, M., 1973.– *Phytosociologie.* Masson, Paris.

LIZET, B. & de RAVIGNAN, F., 1987.– *Comprendre un paysage.* INRA, Paris.

MAC MAP 1.3.– *See, find, calculate, present data.* Klik développement, Gallius, France.

MC NAUGTHON, S.J., 1993.– Biodiversity and function of grazing ecosystems.

MERCIER, P., CHESSEL, D. & DOLÉDEC, S., 1992.– Complete correspondence analysis of an ecological profile data table : a central ordination method. *Acta Œcologica,* 13 : 25-44.

PEET, R.K., 1974.– The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5 : 285-307.

PHIPPS, M., BAUDRY, J. & BUREL, F., 1986.– Dynamique de l'organisation ecologique d'un paysage rural : Modalités de la désorganisation dans une zone péri-urbaine. *C. R. Acad. Sc. Paris.,* 303 : 263-268.

PHIPPS, M., BAUDRY, J. & BUREL, F., 1986.– Ordre topo-écologique dans un paysage rural : les niches paysagiques. *C. R. Acad. Sc. Paris.*, 302 : 691-696.

POUDEVIGNE, I., VAN ROOIJ, S.A.M., MORIN, P. & ALARD, D., 1997.– Dynamics of rural landscapes and their main driving factors: a case study in the Seine valley, Normandy, France. Landscape and Urban Planning (in press).

SCHEINER, S.M., REY BENAYAS, J.M., 1994.– Global patterns of plant diversity. *Evolutionnary Ecology,* 8 : 331-347.

SCHULZE, E.D. & MOONEY, H.A., eds. 1994.– *Biodiversity and ecosystem function.* Springer-Verlag, Berlin.

SOLBRIG, O.T., 1991.– *Biodiversity : scientific issues and collaborative research proposals.* MAB Digest 9, Unesco, Paris.

SOLBRIG, O.T., VAN EMDEN, H.M. & VAN OORDT, P.G.W.J.– 1994. eds. Biodiversity and global change : CAB International, UK.

SOLON, J., 1990.– The spatial distribution of vegetation units as a result of habitat and synanthropization pattern. *Ekologia (CSFR),* 9 : 383-393.

TILMAN, D., PACALA, S., 1993.– The maintenance of species richness in plant communities. *In* R.E., Ricklefs & D., Schluter (eds.). *Species diversity in ecological communities.* Univ. Chicago Press, 13-25.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Grassland plant diversity is studied in a rural landscape of the Seine valley, in which the main regional grassland ecosystems are represented. Biodiversity is assessed at two hierarchical levels: the plant community and the landscape. The aim is to compare these measures and to understand the relations between these different

Source : MNHN

levels. Implications of the results for biodiversity conservation and restoration are suggested.

Two types of data were recorded at both levels to characterize grassland plant habitats: ecological data (soil etc.) for the physical environment and land use data for management. At the landscape level, measurements of structural diversity (SHANNON index) and organization, based on the degree of connectance between the variables of land use and soil types, were performed with the help of a GIS on 1964 and 1989) monitor landscape modifications. In the grassland communities, botanical relevés were undertaken in all the potential habitats of grassland plants, i.e. plots, field margins, hedges etc. For each relevé, agro-ecological data were also recorded. Multivariate analysis on both botanical composition and agro-ecological data allowed the grouping of relevés according to similar local characteristics. Different measurements of grassland plant diversity were made. Alpha and beta diversity were measured within and between habitat. Reciprocal ordination provided a measure of habitat amplitude (HA) for each species, and of ecological diversity (ED) for each relevé.

Results show a strong correlation between habitat and land use patterns, as measured by the organization index. Consequently, the landscape of the Seine valley is composed of agro-ecological units which result from combinations of soil and land use characteristics, and which occur along a topographical gradient valley, from river to plateau. Organization declined between 1964 and 1989 because of the fragmentation of these units. This is linked to the increase of landscape structural diversity, itself the result of the replacement of some grassland ecosystems by crops or settlements.

A consequence of these evolutions is the existence of a mosaic of grasslands of different levels of management along the landscape gradient. At the community level, the botanical gradients run parallel to this gradient. Alpha diversity (i.e. species diversity) does not account for this whereas the measure of ecological diversity does. Plant species richness remaining equal, managed wet grassland have a lower ED than abandoned or less managed grasslands (chalk grasslands, limits). ED indicates here a disorganization at the community level, reflecting the invasion of the unmanaged communities by succession pioneers or scrub. These results, along with the measures of beta diversity, suggest that grasslands are occupied by an assemblage of species for which a grassland habitat is only one of its potential habitats.

The measure of habitat amplitude defines the spatial niche of the species, identified as the functional unit of the species in the landscape (i.e. the sum of potential habitats for the plant's cycle, including immigration and dispersion). In relation to landscape evolution, species of low HA (calcareous and hygrophilous) appear to be more vulnerable to the fragmentation of the agro-ecological units because of their low dispersion capacity.

In conclusion, the spatial dimension appears to be fundamental in the final evaluation of biodiversity. At the landscape level, structural diversity informs on the variety of land use types but little on the diversity within ecosystems. The organization measure allows the description of the spatial relationship between land use types and soil types. In our study, it has underlined the fragmentation of the landscape units and its possible consequences on ecological processes (dispersion, size effect). At the community level, local measures of diversity within the communities, although they inform on the global richness, have a poor predictive value. In contrast, simultaneous measures of habitat amplitude and ecological diversity allow the identification of specialized and thus vulnerable taxa, as well as disorganized communities which have to be considered in priority. In a biodiversity conservation vperspective, these results underline the necessity for a multi level approach: coherent communities must be preserved by maintaining key perturbations (grazing pressure), but ecosystems must also be kept in functional landscape units for the plant populations.

Source : MNHN

Écologie, t. 28 (4) 1997 : 351-363

CONTRÔLE DE L'INONDATION DANS LE DELTA DU SÉNÉGAL : LES ANATIDÉS S'ADAPTENT-ILS AUX NOUVELLES SITUATIONS ENVIRONNEMENTALES ? *

Patrick Triplet [1, 2] & Pierre Yésou [1]

[1] *Office National de la Chasse (Centre d'Étude sur l'Avifaune Migratrice), 53 rue Russeil, F-44000 Nantes, France*
[2] *adresse actuelle : réserve naturelle de la baie de Somme (SMACOPI), 1 place de l'Amiral Courbet, F-80100 Abbeville*

SUMMARY
(review paper)

WATER MANAGEMENT IN THE DELTA OF THE SENEGAL RIVER: HOW DO THE ANATIDAE COPE WITH NEW ENVIRONMENTAL SITUATIONS?
The dyking of the Senegal delta and the dam on the river have modified the wetlands and their use by duck populations. Three afro-tropical species and two palearctic species have continued to frequent the delta in hig, although variable, numbers, despite the decreasing quality of their environment (Fulvous Whistling Duck Dendrocygna bicolor, *White-faced Whistling Duck* Dendrocygna viduata, *Egyptian Goose* Alopochen aegyptiacus, *Pintail* Anas acuta, *Garganey* Anas querquedula*). Two other palearctic species showed marked variation in numbers (huge increase for the Shoveler* Anas clypaeta, *near disappearance for the Teal* Anas crecca*). Three African species showed a negative trend (Spur-winged Goose* Plectropterus gambensis, *and even more markedly the Comb Duck* Sarkidiornis melanotos *and the African Pygmy Goose* Nettapus auritus*).*
The conservation or restoration of these Anatidae populations implies that the governemental bodies in charge of the protected areas be given the means for implementing such aims. Moreover the entire lower valley of the Senegal river must be taken into account in order to consider all the sites potentially favorable to waterbirds, even those that are unprotected (such as the lake of Aleg in Mauritania).

KEY WORDS: Anatidae - Dam - Delta - Overwintering - Senegal - Wetland.

RÉSUMÉ
(travail de synthèse)

Les endiguements du delta du Sénégal et la mise en service du barrage de Diama sur le fleuve ont profondément modifié les biotopes et leur utilisation par les populations d'Anatidés. Globalement, trois espèces afro-tropicales et deux espèces paléarctiques maintiennent leurs effectifs (Dendrocygne fauve Dendrocygna bicolor, *Dendrocygne veuf* D. viduata, *Oie d'Égypte* Alopochen aegyptiacus, *Canard pilet* Anas acuta, *Sarcelle d'été* Anas querquedula*). Deux autres espèces paléarctiques voient leurs effectifs évoluer très significativement (accroissement pour le Canard souchet* Anas clypeata, *quasi-disparition pour la Sarcelle d'hiver* Anas crecca*) et trois espèces afro-tropicales déclinent (Oie de Gambie* Plectropterus gambensis *et plus encore Canard casqué* Sarkidiornis melanotos *et Sarcelle à oreillons* Nettapus auritus*).*
Le maintien ou la restauration de ces populations nécessite de fournir aux responsables d'espaces protégés les moyens de gestion nécessaires, et d'étendre la réflexion à l'ensemble de la basse vallée du fleuve Sénégal, de façon à intégrer les espaces non protégés mais néanmoins potentiellement favorables à l'avifaune aquatique, dont le lac d'Aleg en Mauritanie.

MOTS CLÉS : Anatidé - Barrage - Delta - Hivernage - Sénégal - Zone humide.

* Manuscrit reçu le 25 avril 1997 ; version révisée acceptée pour publication le 4 septembre 1997.

Source : MNHN

INTRODUCTION

Les zones humides figurent parmi les milieux les plus menacés au monde et leur conservation est prioritaire. Pour assurer celle-ci, la Convention de Ramsar prend appui sur les dénombrements d'oiseaux d'eau dont les différentes espèces sont autant d'indicateurs de la richesse des zones humides (ATKINSON-WILLES 1971, JONES 1993). Dans ce but, Wetlands International (ex-IWRB) développe un programme d'inventaire et de dénombrements qui vise à la mise en place d'une base de données pour l'Afrique (TAYLOR & ROSE 1994, DODMAN & TAYLOR 1995).

À ce titre, le delta du Sénégal (République du Sénégal et République Islamique de Mauritanie) bénéficie d'une avance appréciable, puisque les oiseaux d'eau hivernants y sont étudiés depuis les années 1950 (ROUX 1959, DE NAUROIS 1969). Des dénombrements y ont été régulièrement effectués du début des années 1970 (ROUX 1973) à 1997 (TRIPLET *et al.*, 1997). La série de données ainsi obtenue, une des plus longues en ornithologie africaine, fournit une base de réflexion sur la manière dont les effectifs de différentes espèces ont évolué face à une transformation radicale des zones humides. Elle permet également d'envisager le devenir des populations d'oiseaux en fonction des orientations de développement hydro-agricole définies pour les prochaines décennies. De tels aménagements ont en effet transformé le delta du Sénégal. La plaine d'inondation primitive est devenue un vaste système dans lequel les flux aquatiques sont contrôlés pour satisfaire l'accroissement des besoins humains (ENGELHARD 1986, mais voir aussi DUMONT 1986). Notre étude prend comme témoin l'évolution des effectifs de neuf espèces d'Anatidés (cinq espèces afro-tropicales et quatre espèces paléarctiques), choix imposé par l'absence de longues séries de données standardisées pour les différents autres groupes d'oiseaux d'eau.

LE SITE D'ÉTUDE : ZONES HUMIDES DU DELTA ET GESTION HYDRAULIQUE

LE DELTA NATUREL

Le delta du fleuve Sénégal (15°44' - 16°38'N, 15°35' - 16°30' W), plaine alluvionnaire s'étendant sur 320000 ha de l'océan Atlantique à Rosso (165 km en amont de l'estuaire), comportait dans les années 1950 une immense zone inondable de 74000 à 110000 ha au Sénégal et 80000 ha presque totalement inondables en Mauritanie (FIG. 1). À cet ensemble s'ajoutaient les lacs de Guier au Sénégal (170000 ha) et de R'kiz en Mauritanie (115000 ha). D'août à fin novembre, la crue du fleuve conditionnait l'ensemble de la vie du delta et était source de richesse pour les pêcheurs, les chasseurs et les pasteurs (CONAND 1976, HUGHES & HUGHES 1992). Les oiseaux étaient alors si nombreux qu'une partie de la population vivait en bonne part de leur chair et de leurs œufs (VOISIN 1983). L'inondation se résorbait par les grands marigots du delta (principalement Gorom, Djeuss, Djoudj, Lampsar au Sénégal ; Niader, Tichilit, Bell en Mauritanie) qui constituaient un véritable réseau de drainage (VAN LAVIEREN & VAN WETTEN 1990). Après la crue, l'eau salée remontait de la mer jusqu'en amont de Richard Toll (ROCHETTE 1964). L'alternance de l'eau douce et de l'eau salée était source d'une diversité écologique importante, sans cesse remise en balance mais toujours productrice d'une biomasse abondante.

LES AMÉNAGEMENTS HYDRO-AGRICOLES

ENGELHARD (1986) a retracé l'historique de l'aménagement du delta, lié au souhait des autorités de maîtriser totalement l'eau pour permettre en toutes saisons l'irrigation nécessaire aux surfaces aménagées pour l'agriculture. Cet aménagement, commencé dès le début du XIX^{e} siècle, fut repris au début du XX^{e} siècle à Richard Toll par des barrages au niveau de la Taoué, rivière reliant le fleuve au lac de Guier. Les conséquences de ces premiers travaux sur le fonctionnement du delta restèrent très limitées. Dans les années 1950 et au début des années 1960, l'option production de riz était prise. Le premier casier rizicole de Richard Toll, créé en 1946 sur 120 ha, fut étendu à 6000 ha en 1953. Les travaux d'endiguements de Richard Toll à Saint-Louis commencèrent alors. Depuis 1965, il n'y a plus d'inondation non contrôlée sur une grande partie de la rive gauche du fleuve, ce qui bouleverse les paysages et les équilibres écologiques (VOISIN 1983). En particulier, la cuvette du Ndiael est mise hors d'atteinte des crues (JONES 1993). La création du Parc National des Oiseaux du Djoudj (PNOD, 16000 ha) en 1971 a été une mesure compensatoire à la perte de biodiversité (DUPUY & SUIRO 1983).

En Mauritanie, l'aménagement du bas-delta dans les années 1970-1980 visait à organiser la répartition des cultures et des zones de pâturage, à assurer la maîtrise de l'eau et la circulation des hommes et des produits (LARTIGES & TRIPLET 1988). Les options d'aménagement intégraient la compartimentation du bas-delta pour assurer la pêche, l'élevage et la culture, cette dernière étant localisée au niveau de Keur Massène. Ces options définissaient également les modalités de création d'un Parc national sur le Diawling, qui serait ainsi l'équivalent mauritanien du PNOD (HAMERLYNCK & SAMBA 1996).

La création de l'Organisation pour la Mise en Valeur du fleuve Sénégal dans les années 1970 a entraîné la construction d'un barrage, pour éviter la remontée de la langue salée (eau de l'océan remontant dans le fleuve en dehors de la période de crue) et disposer d'eau pour

Source : MNHN

l'irrigation d'un second cycle de culture en saison sèche. Ce barrage, situé à Diama (26 km en amont de Saint-Louis, 34 km en aval du PNOD), fut mis en service en juillet 1986, sans être alors totalement opérationnel en raison de l'inondation trop importante des zones non endiguées de la rive mauritanienne. L'objectif optimal d'une cote de 150 cm au barrage ne put être immédiatement atteint, mais dès juillet 1986 le barrage remplit son rôle contre la remontée d'eau salée. Le barrage complémentaire de Manantali (Mali), écrêteur de crue, fut mis en service l'année suivante : le barrage de Diama put dès lors assurer sa fonction de régulateur de débit.

L'étape suivante, la construction de la digue côté mauritanien, fut bien avancée fin 1992, permettant l'élévation de la cote au niveau du barrage. Ceci entraîna l'inondation des zones situées entre le lit du fleuve et la digue, ainsi que l'assèchement des vastes surfaces au nord de cette dernière, notamment au niveau du Parc National du Diawling créé en 1991 sur une superficie de 16000 ha (TRIPLET & YÉSOU 1993). L'aménagement des digues fut achevé en 1994, avec

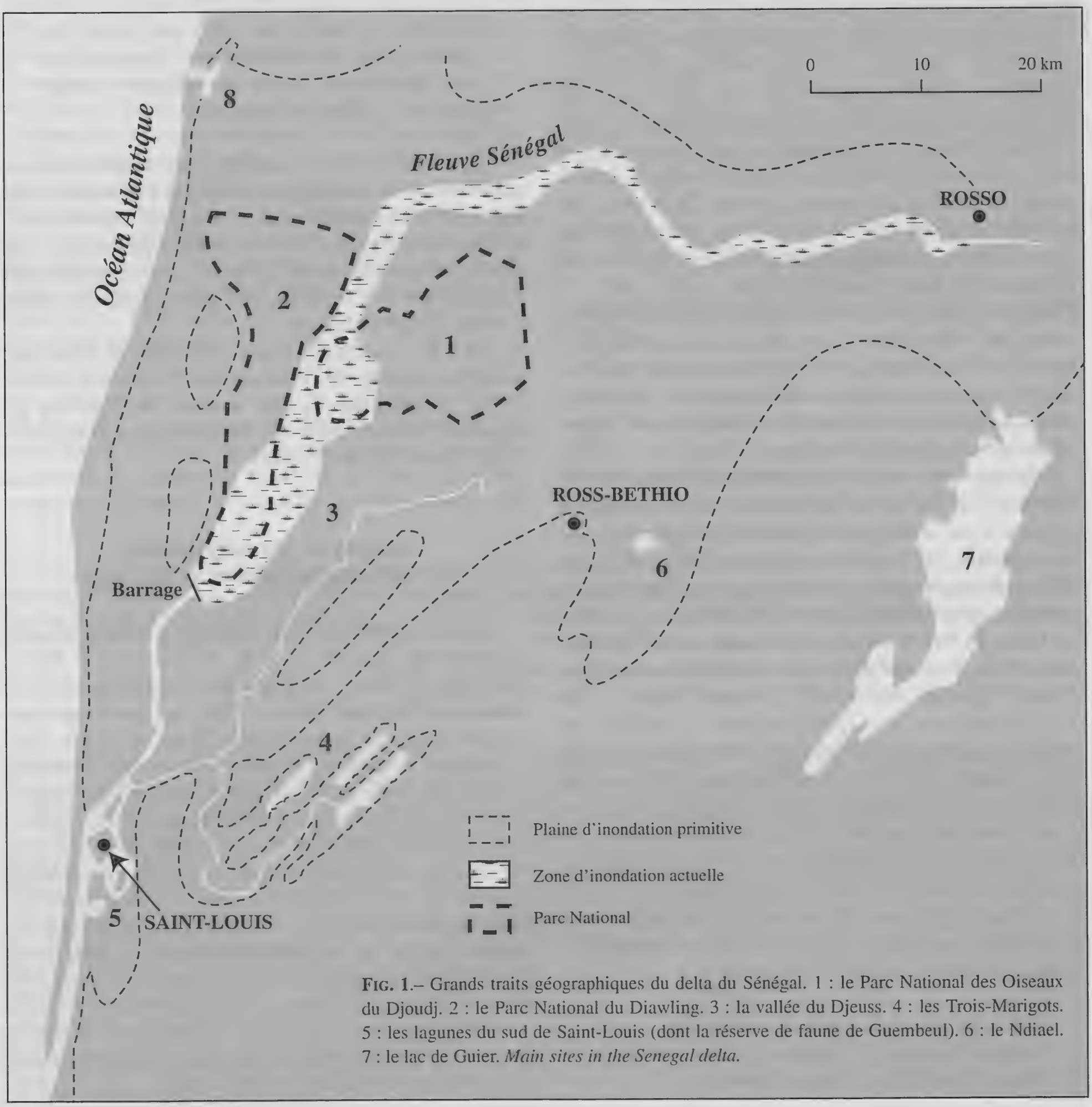


FIG. 1.– Grands traits géographiques du delta du Sénégal. 1 : le Parc National des Oiseaux du Djoudj. 2 : le Parc National du Diawling. 3 : la vallée du Djeuss. 4 : les Trois-Marigots. 5 : les lagunes du sud de Saint-Louis (dont la réserve de faune de Guembeul). 6 : le Ndiael. 7 : le lac de Guier. *Main sites in the Senegal delta.*

Source : MNHN

leur élévation sur la rive gauche. En janvier, la cote au barrage a ainsi varié de 120 cm en 1990, à 156 cm en 1993, puis 138 cm en 1994 (baisse du niveau du fait de travaux sur la digue), 160 cm en 1995, 175 cm en 1996 et 160 en 1997.

LES PRINCIPAUX SECTEURS DU DELTA DANS LES ANNÉES 1990

L'écosystème de plaine d'inondation a disparu des deux côtés du fleuve pour laisser la place à des unités où l'arrivée d'eau peut être entièrement régulée. Théoriquement, les Parcs Nationaux du Djoudj et du Diawling permettent le maintien ou la restauration d'écosystèmes deltaïques, grâce à l'imitation, par un système de vannes, des crues fluviales naturelles. Le PNOD fonctionne ainsi depuis sa création en 1971. Cependant, l'eau qui y entre n'est plus salée depuis que le barrage de Diama arrête la remontée d'eau de mer, et les changements de mode d'inondation ont difficilement été intégrés dans la gestion du parc. En particulier, un niveau d'eau bas y a été maintenu de 1994 à 1996, avec d'importantes répercussions sur les écosystèmes du parc, qui souffrent de divers processus de désertification (YÉSOU *et al.*, 1996). De l'autre côté du fleuve, le Diawling a pu être rempli à l'automne 1994 grâce à une crue exceptionnelle qui a inondé 6000 ha pour la première fois depuis 20 ans. Mais dès 1996 ce parc n'a pu recevoir autant d'eau que nécessaire. Des compléments et améliorations restaient à apporter aux infrastructures hydrauliques.

En permettant une disponibilité en eau beaucoup plus importante et une baisse de salinité, le nouveau régime hydrique a par ailleurs des répercussions importantes sur la végétation. En l'espace de trois ans (1992-1995), des milliers d'hectares ont été colonisés par les Typhas *Typha australis*, ce qui diminue partout les surfaces d'eau libre. Le Chou du Nil *Pistia stratiotes*, autre espèce envahissante, s'est développé grâce à la désalinisation des plans d'eau. Signalée dès 1981 (quelques pieds, C. & J.-F. VOISIN com. pers.), cette espèce ne couvrait que quelques dizaines de m^2 en 1988-1989, mais colonisait tous les canaux de ce site l'année suivante, rendant la plupart d'entre eux impraticables en pirogue. Le maintien d'un niveau bas, au cours des phases d'inondation de 1994-1995 puis 1995-1996, a limité la prolifération de cette espèce, sans pour autant la faire disparaître.

En dehors des parcs nationaux, les principales zones humides susceptibles d'accueillir des concentrations d'Anatidés se trouvent au Sénégal et sont :

- les lagunes situées au sud de Saint-Louis, qui incluent la station d'épuration de cette ville et la Réserve spéciale de faune de Guembeul ;
- les Trois-Marigots, vallées fossiles souvent asséchées dans les années 1970 mais progressivement remises en eau depuis 1990. La végétalisation y est très rapide ;
- le Ndiael : cette ancienne cuvette d'inondation classée "site Ramsar" a été transformée en désert par l'endiguement. À l'extrême nord, le rejet d'eau de rizières crée un petit plan d'eau eutrophe, tandis qu'au sud un canal allant des Trois-Marigots vers le Ndiael permet certaines années l'inondation de quelques centaines d'hectares ;
- différents points de la vallée du Djeuss : les mares près de Ross-Béthio, dont l'inondation a cessé depuis 1989, et des sites d'intérêt cynégétique où l'inondation est contrôlée.

Le lac de Guier, qui accueillait des Anatidés dans les années 1970, est actuellement maintenu à un niveau d'eau très élevé pour l'alimentation en eau de la ville de Dakar et l'inondation progressive du Ferlo septentrional. Son équivalent mauritanien, le lac R'kiz, a été aménagé pour l'agriculture et n'accueille plus guère d'oiseaux d'eau (YÉSOU & TRIPLET 1996a).

Ces sites constituent chacun une unité de dénombrement dans le cadre des recensements hivernaux d'oiseaux d'eau, à l'exception du Parc national du Diawling qui regroupe diverses unités de dénombrement (PÉRENNOU 1991, TRIPLET & YÉSOU 1993).

MATÉRIEL ET MÉTHODES : LES DÉNOMBREMENTS D'ANATIDÉS

Dans les années 1950 et au début des années 1960, les prospections pionnières DE R. DE NAUROIS, F. ROUX, G.J. et M.-Y. MOREL ont fourni des renseignements sur la présence d'Anatidés (ROUX 1959), la reproduction des espèces locales (DE NAUROIS 1969, MOREL & MOREL 1962) et différents apports sur le plan avifaunistique (MOREL & ROUX 1962, 1966 et 1973). Les premiers dénombrements complets des Anatidés ont été effectués en 1972 (ROUX 1973). De cette date à 1997, 43 dénombrements plus ou moins complets ont été réalisés à diverses périodes de l'année (B. TRÉCA, com. pers.), avec des moyens variés : dénombrements au sol ou en avion, voire en hélicoptère, incluant ou non les zones humides du sud de la Mauritanie. Les résultats des dénombrements effectués jusqu'en 1990 inclusivement ont été intégrés dans la base de données de l'IWRB (PÉRENNOU 1991). Nous y avons ajouté le dénombrement de janvier 1981 (DUPUY & FOURNIER 1981), ainsi que nos propres résultats de 1991 à 1997.

Source : MNHN

Des données sont donc disponibles de 1972 à 1997 inclus. Elles ont été obtenues par différents observateurs, qui n'étaient pas tous accoutumés au dénombrement de très grands effectifs. Cependant, deux équipes françaises, homogènes et expérimentées, ont travaillé à quinze ans d'intervalle dans le delta : la première, organisée autour du Muséum national d'histoire naturelle de Paris (MNHN), a surtout œuvré au cours des années 1970 (ROUX *et al.*, 1976-1977, 1978). La seconde, composée d'agents de l'Office national de la chasse (ONC), a renforcé les observateurs locaux de 1989 à 1997 (SCHRICKE *et al.*, 1989 et 1991 ; GIRARD *et al.*, 1991 et 1992 ; TROLLIET *et al.*, 1993 ; TRIPLET & YÉSOU 1993, 1994 ; TRIPLET *et al.*, 1995b et 1997 ; YÉSOU *et al.*, 1996). Le travail de ces deux équipes présente assez de similitudes quant aux techniques de dénombrements et à la couverture géographique pour permettre des bilans comparatifs, notamment en matière d'utilisation des zones humides par les différentes espèces.

Rétrospectivement, cette comparaison permet d'évaluer la pertinence et le degré de couverture des dénombrements réalisés entre ces deux périodes. Les variations de couverture géographique (cf. annexe I *in* PÉRENNOU 1991) n'expliquent que très partiellement les fluctuations numériques enregistrées. En effet, jusqu'à la mise en eau du Diawling en 1994, la plupart des concentrations diurnes d'Anatidés se trouvaient au PNOD. Les effectifs notés en dehors de ce parc ne concernaient que quelques milliers, plus rarement quelques dizaines de milliers d'individus. En revanche, la réalisation de dénombrements par des observateurs différents apparaît comme une cause potentiellement importante de biais dans les résultats. Aussi avons-nous éliminé de l'analyse les données présentant un risque d'erreur trop élevé (risque de surestimation comme en 1986 et 1987, ou divergences entre sources laissant pressentir des erreurs de retranscription). De nombreuses données nulles ont également été exclues de l'analyse, du fait d'une incapacité à les interpréter dans la synthèse de PÉRENNOU (1991) qui a crédité d'un "0" les années sans dénombrement pour une espèce donnée, au même titre que l'éventuelle absence de l'espèce.

Les caractéristiques du jeu de données (hétérogénéité des sources, variabilité de la répartition spatiale des oiseaux, fréquence des données manquantes) ne permettent pas l'utilisation de techniques sophistiquées, telle la méthode de Underhill (UNDERHILL & PRŶS-JONES, 1994), pour l'étude de l'évolution numérique des différentes espèces. Une méthode plus simple a été retenue pour estimer les tendances d'évolution : le test de corrélation de rang (r_s) de Spearman. L'utilisation diurne des diverses zones humides sera ensuite décrite afin d'évaluer l'évolution de la qualité d'accueil du delta pour les différentes espèces.

RÉSULTATS

ÉVOLUTION DES EFFECTIFS DES DIFFÉRENTES ESPÈCES

Dix-huit espèces d'Anatidés ont été observées en hiver dans le delta de 1972 à 1997, certaines de manière anecdotique (Tadorne de Belon *Tadorna tadorna*, Canard siffleur *Anas penelope*, Canard chipeau *A. strepera*, Sarcelle marbrée *Marmaronetta angustirostris*, Canard à dos blanc *Thalassornis leuconotus*) ou à intervalles irrégu-

TABLEAU I.– Effectifs maximum et minimum de neuf espèces d'Anatidés dans le delta du Sénégal, janvier 1972-1997 (d'après *ROUX* 1973 ; *ROUX et al.* 1976-1977, 1978 ; *DUPUY & FOURNIER* 1981 ; *PÉRENNOU* 1991 ; *SCHRICKE et al.* 1989, 1991 ; *GIRARD et al.* 1991, 1992 ; *TROLLIET et al.* 1993 ; *TRIPLET & YÉSOU* 1993, 1994 ; *TRIPLET et al.* 1995b, 1997 ; *YÉSOU et al.* 1996).

Lowest and highest counts for nine species of Anatidae in the Senegal delta, January 1972-1997 (from ROUX 1973 ; ROUX et al. 1976-1977, 1978 ; DUPUY & FOURNIER 1981 ; PÉRENNOU 1991 ; SCHRICKE et al. 1989 et 1991 ; GIRARD et al., 1991 et 1992 ; TROLLIET et al., 1993 ; TRIPLET & YÉSOU 1993, 1994 ; TRIPLET et al. 1995b et 1997 ; YÉSOU et al., 1996).

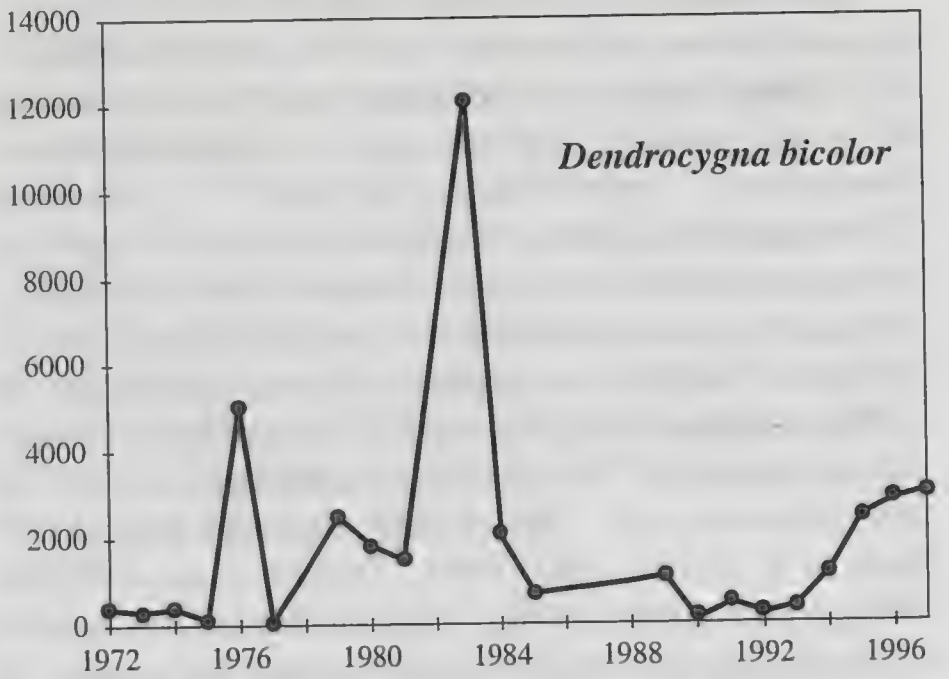
Espèces	Effectif minimum	année	Effectif maximum	année	r_s	d.d.l.	Valeur statistique
Dendrocygna bicolor	70	1977	12110	1983	0,26	20	n.s.
Dendrocygna viduata	797	1985	42990	1972	0,26	20	n.s.
Alopochen aegyptiacus	30	1974 1981	2662	1991	0,19	19	n.s.
Plectropterus gambensis	140	1991	5334	1976	- 0,19	20	n.s.
Sarkidiornis melanotos	38	1989	1894	1997	- 0,30	19	n.s.
Anas crecca	6	1996	3000	1975	- 0,17	15	n.s.
Anas acuta	204	1980	210000	1989	0,21	19	n.s.
Anas querquedula	910	1980	153394	1997	0,19	20	n.s.
Anas clypeata	301	1984	23202	1996	0,60	20	< 0,005

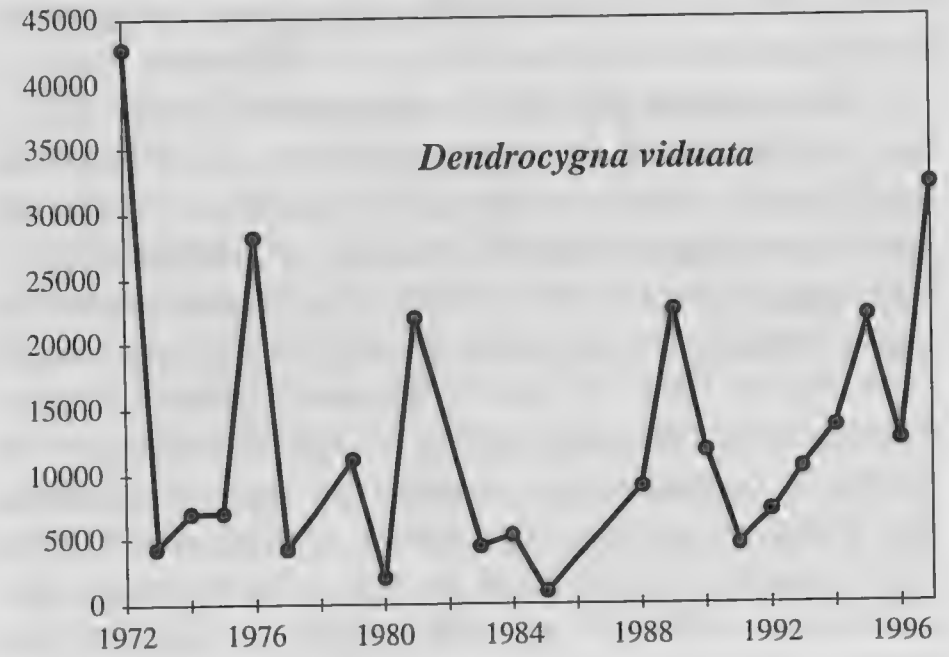
Source : MNHN

liers avec des effectifs très variables (Fuligule milouin *Aythya ferina*, Fuligule nyroca *A. nyroca*, Fuligule morillon *A. fuligula*). La Sarcelle à oreillons *Nettapus auritus* est sans doute présente régulièrement en petit nombre, selon des témoignages locaux, mais n'a été observée qu'exceptionnellement lors des dénombrements, malgré une recherche assidue. Ces espèces sont exclues de l'analyse de tendance, limitée aux neuf espèces les mieux représentées et les plus régulières (TAB. I).

Au cours de la période 1972-1997, les effectifs de huit espèces ont évolué sans tendance nette (FIG. 2). Les variations inter-annuelles peuvent être fortes, mais la valeur du coefficient de Spearman r_s ne diffère pas significativement de zéro (Dendrocygne fauve *D. bicolor*, Dendrocygne veuf *D. viduata*, Oie d'Égypte *A. aegyptiacus*, Oie de Gambie *P. gambensis*, Canard casqué *S. melanotos*, Canard pilet *A. acuta*, Sarcelle d'été *A. querquedula*, Sarcelle d'hiver *A. crecca*). Trois de ces espèces (*D. viduata*, *A. acuta*, *A. querquedula*) sont les plus abondantes dans le delta. Pour deux espèces (*S. melanotos*, *A. crecca*), cette apparente absence de tendance d'évolution résulte en fait d'un fort accroissement d'effectifs la dernière année de l'étude. Jusqu'alors, elles étaient caractérisées par un déclin marqué de leurs effectifs (respectivement r_s = - 0,505, P = 0,011, d.d.l. = 18 et r_s = - 0,387, P = 0,069; d.d.l = 14). *Plectropterus gambensis* présente un cas de figure très proche : cette espèce semble également en déclin (r_s = - 0,19), ce qu'une variabilité inter-annuelle très marquée des effectifs ne permet pas d'affirmer statistiquement. Il est notable que ce déclin présumé s'accompagne d'une très forte baisse de l'âge-ratio (< 1% de jeunes dans les années 1990 : M. FOUQUET com. pers., obs. pers.).

Le Canard souchet *Anas clypeata* est la seule espèce à présenter une augmentation significative de ses effectifs.





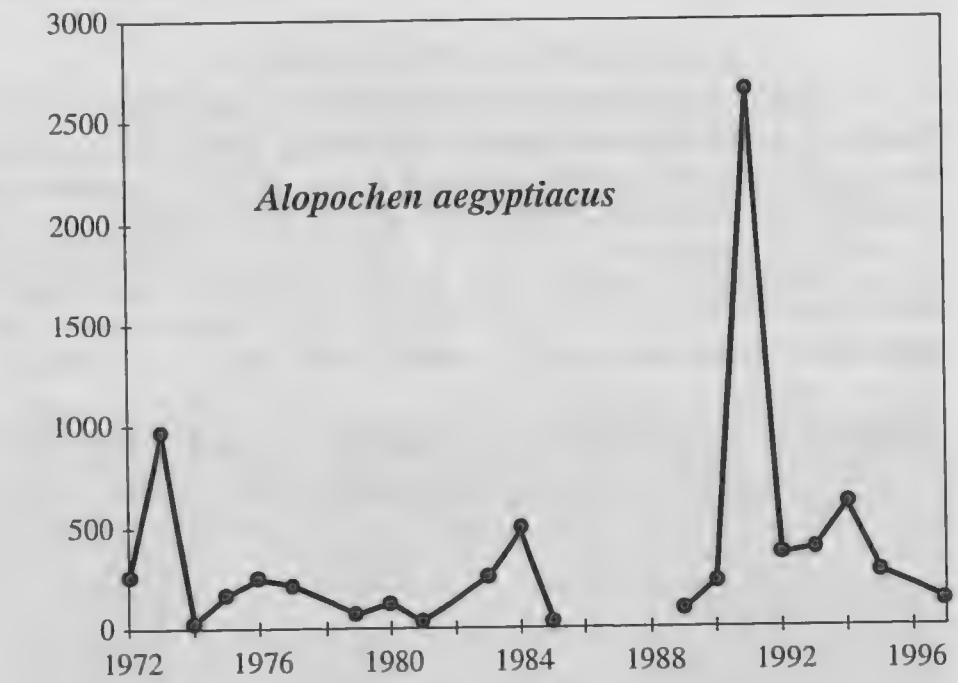


FIG. 2.– Évolution interannuelle des effectifs recensés pour neuf espèces d'Anatidés dans le delta du Sénégal, janvier 1972-1997.

Yearly evolution of population numbers for nine species of ducks in the Senegal delta, january 1972-1997.

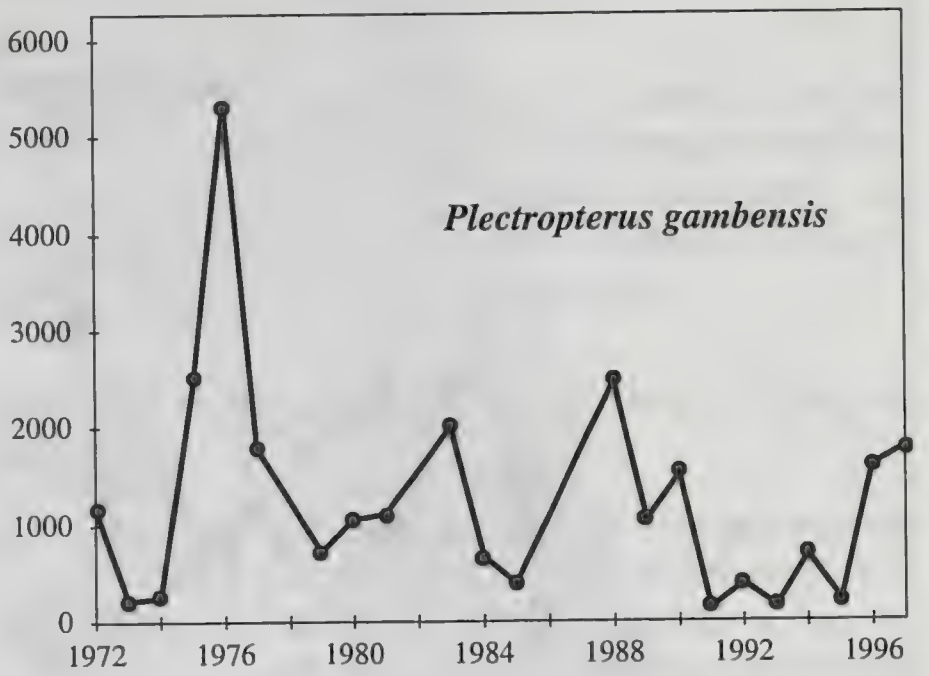
UTILISATION DE L'ESPACE

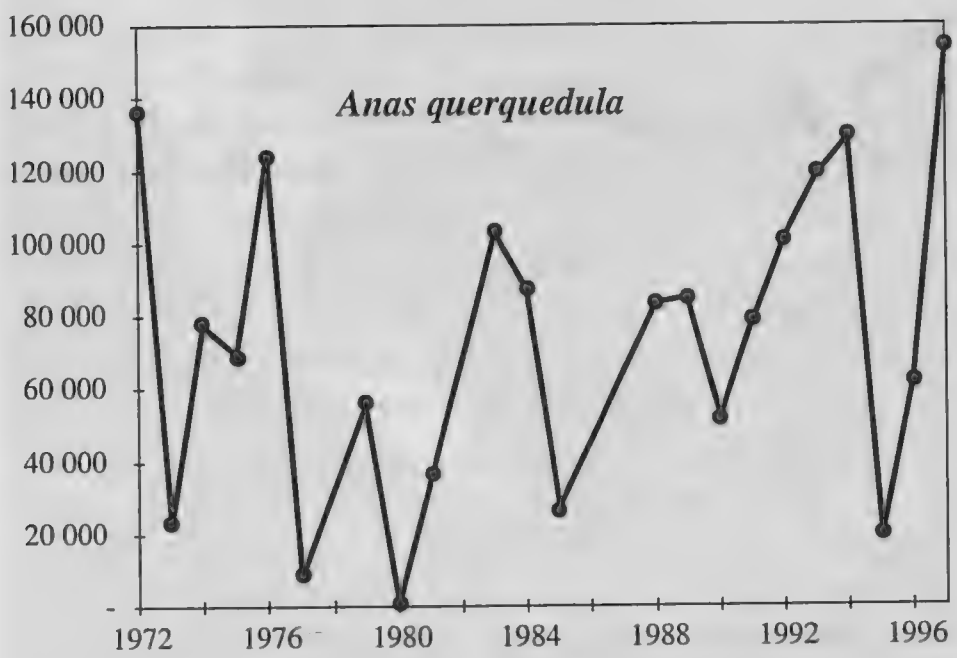
L'analyse des effectifs dénombrés sur chaque site renseigne sur l'intérêt des différentes parties du delta pour les Anatidés durant la phase diurne de leur rythme nycthéméral. En outre, l'étude des axes de déplacements crépusculaires des différentes espèces entre les sites de regroupement diurne au PNOD et les sites d'alimentation nocturne (ROUX *et al.*, 1977, TRIPLET *et al.*, 1995a, 1996) souligne la complémentarité entre secteurs parfois éloignés.

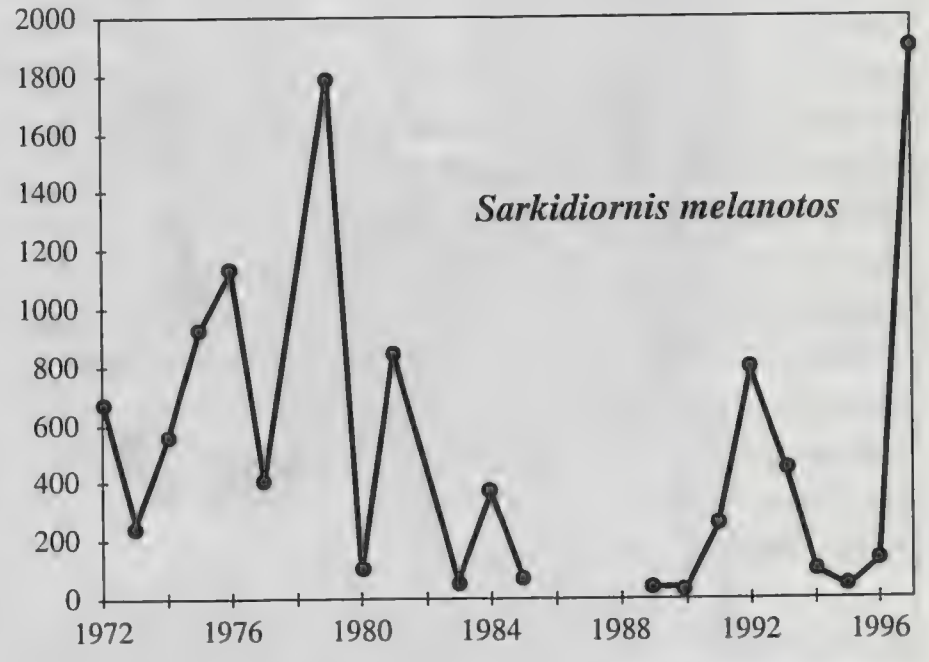
Période 1972-1976

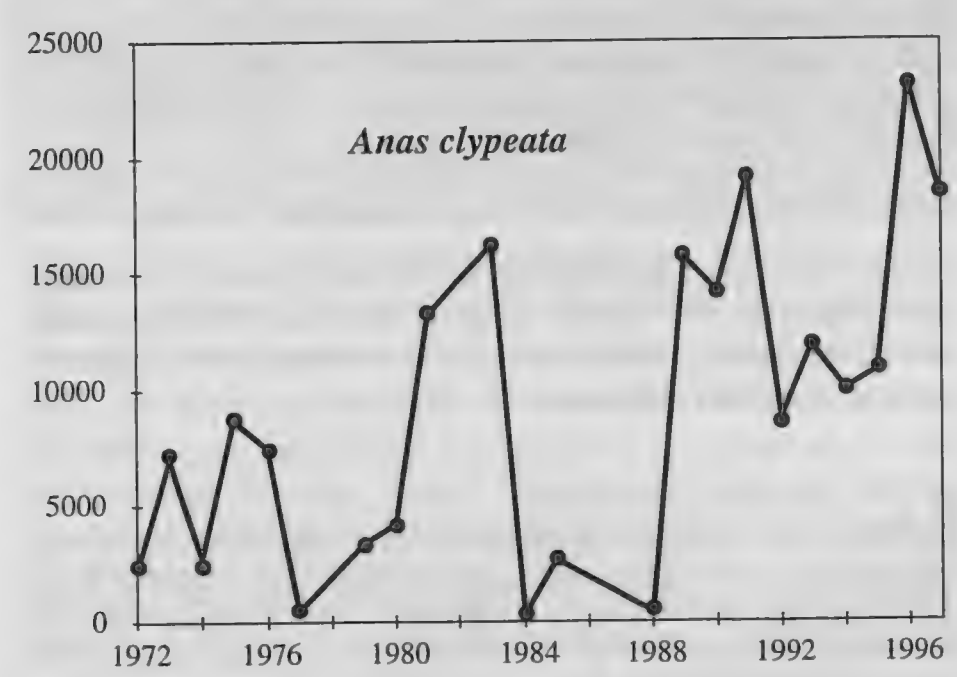
Toutes espèces confondues, le PNOD accueillait de 70 à 90 % des effectifs en stationnement diurne, hormis lors de la sécheresse de 1973 quand le lac de Guier fournissait un lieu de stationnement alternatif pour certaines espèces. Les sites mauritaniens accueillaient moins de 10 % des effectifs totaux en stationnement diurne (ROUX

Source : MNHN









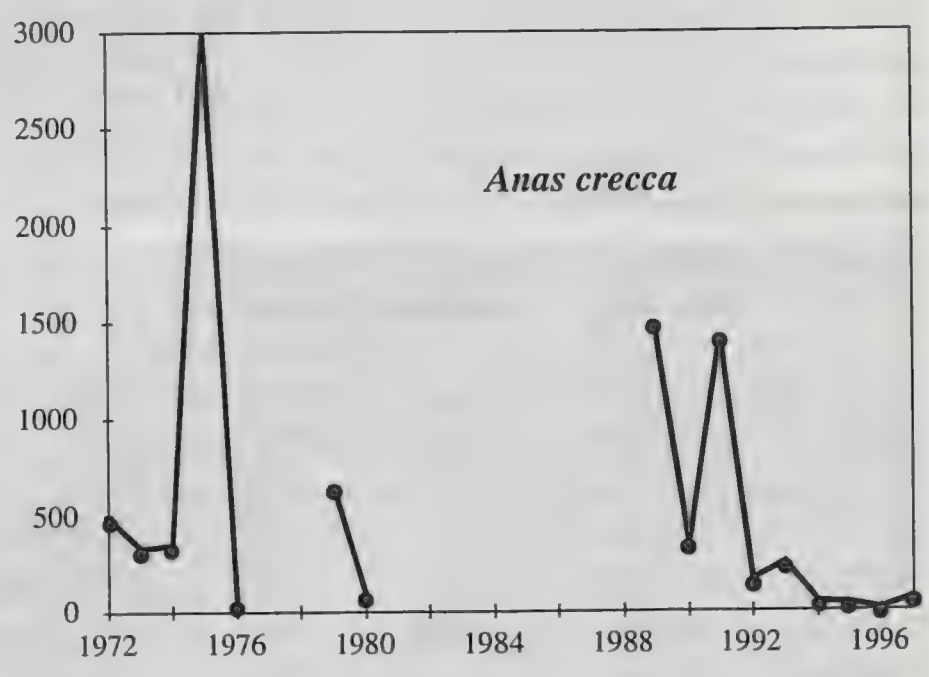


Fig. 2.– Évolution interannuelle des effectifs recensés pour neuf espèces d'Anatidés dans le delta du Sénégal, janvier 1972-1997.

Yearly evolution of ducks numbers for nine species in the Senegal delta, january 1972-1997.

Source : MNHN

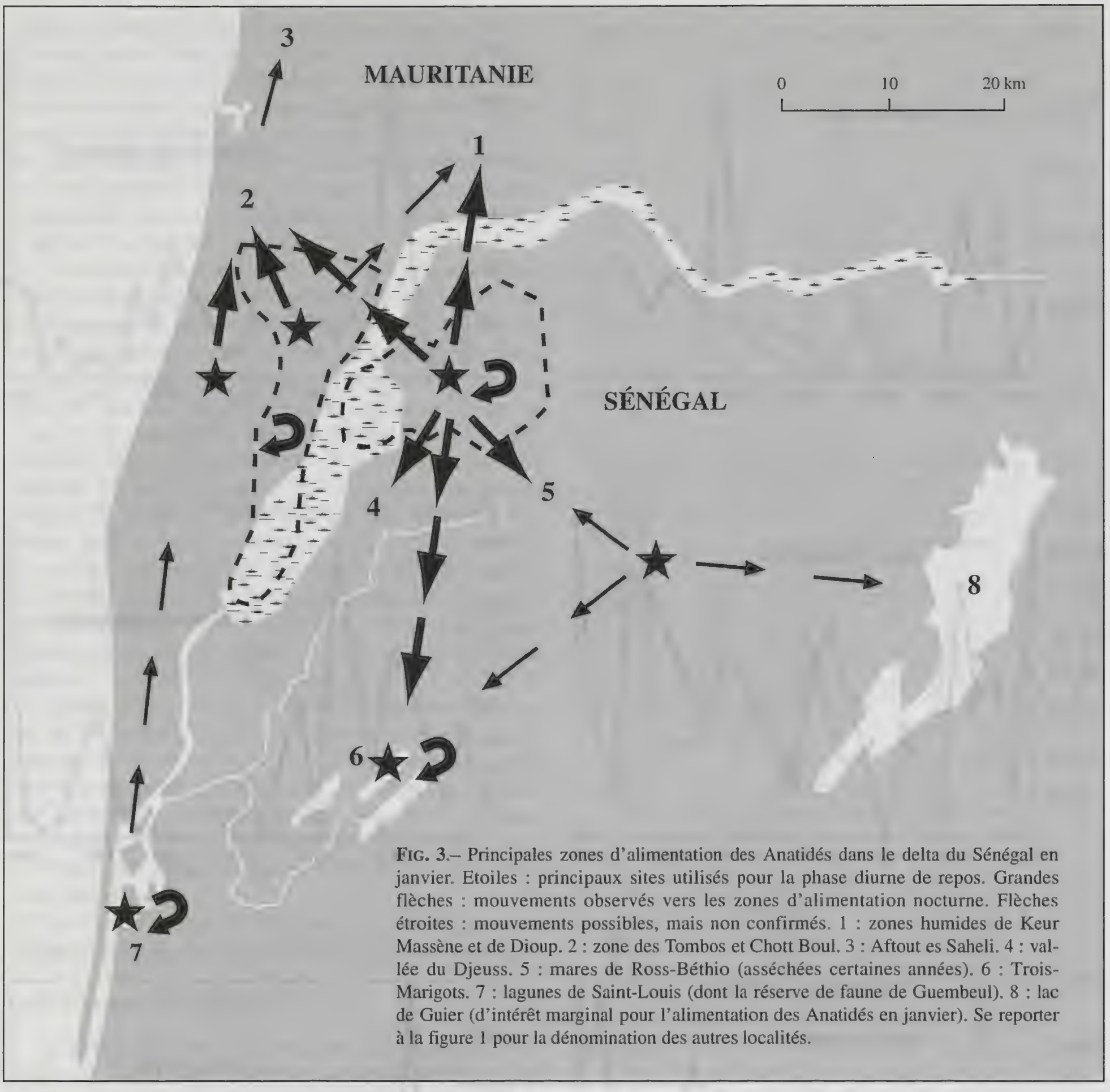


FIG. 3.– Principales zones d'alimentation des Anatidés dans le delta du Sénégal en janvier. Etoiles : principaux sites utilisés pour la phase diurne de repos. Grandes flèches : mouvements observés vers les zones d'alimentation nocturne. Flèches étroites : mouvements possibles, mais non confirmés. 1 : zones humides de Keur Massène et de Dioup. 2 : zone des Tombos et Chott Boul. 3 : Aftout es Saheli. 4 : vallée du Djeuss. 5 : mares de Ross-Béthio (asséchées certaines années). 6 : Trois-Marigots. 7 : lagunes de Saint-Louis (dont la réserve de faune de Guembeul). 8 : lac de Guier (d'intérêt marginal pour l'alimentation des Anatidés en janvier). Se reporter à la figure 1 pour la dénomination des autres localités.

Années	Parc National du Djoudj	Autres sites sénégalais	Mauritanie (surtout P.N. du Diawling)	Total
1989	275019	61753	7	336779
1990	121270	3805	(0)	(125075)
1991	179879	(13)	(0)	(179892)
1992	191326	(0)	(0)	(191326)
1993	170916	15801	923	187640
1994	214403	14521	3211	232135
1995	87766	12806	42194	142766
1996	123155	16816	6867	146838
1997	259077	2004	1337	262418

FIG. 3.– *Main duck feeding sites in the Senegal delta in January. Stars : main diurnal roosts. Large arrows: observed movements towards nocturnal feeding sites. Narrow arrows: Other suspected movements (but yet undocumented).*

TABLEAU II.– Distribution diurne des Anatidés dans le delta du Sénégal en janvier. Les valeurs entre parenthèses correspondent à des dénombrements incomplets ; toutefois, il est certain que de 1990 à 1992 il y avait moins de 1000 individus en Mauritanie, où les zones humides étaient asséchées.

Diurnal distribution of Anatidae within the Senegal delta in January. Numbers in brackets refer to incomplete surveys. It is however certain that in 1990-1992 less than 1000 birds had in Mauritania, where the wetlands were almost dried up.

Source : MNHN

et al., 1976-1977, 1978). Pour leur alimentation nocturne, ces Anatidés se dispersaient sur un rayon de 2 à 5 km (*D. viduata*) et jusqu'à 30 km (*A. acuta*) pour rejoindre des marais à végétation flottante. Certaines rizières, surtout les surfaces mal cultivées, étaient fréquentées par les espèces afro-tropicales (surtout les dendrocygnes) mais peu par les espèces paléarctiques (TRÉCA 1975, ROUX *et al.*, 1978).

Période 1989-1996

Le PNOD reste le principal site de stationnement diurne (TAB. II), avant la mise en eau du barrage de Diama (*cf.* janvier 1989 : 82 % de l'effectif total) comme depuis (jusqu'à 99 % de l'effectif total en janvier 1997). D'autres sites sénégalais accueillent également des stationnements importants : mares de Ross-Béthio en 1989, barrage de Diama (*D. bicolor*, *D. viduata*), nord du Ndiael, aménagements cynégétiques du Djeuss, lagunes de Saint-Louis (dont la réserve de Guembeul), et Trois-Marigots (*A. acuta*, *A. querquedula*, *A. clypeata*). En revanche, le lac de Guier n'accueille quasiment plus d'Anatidés du fait d'un niveau d'eau devenu trop élevé depuis les années 1980 (ROUX & JARRY 1984).

En Mauritanie, les stationnements diurnes sont restés faibles jusqu'à la mise en eau du Parc National du Diawling en 1994. En janvier 1995, l'inondation du Diawling et l'assèchement simultané du PNOD ont entraîné une redistribution des Anatidés sur l'ensemble du delta, les sites mauritaniens accueillant alors 29,6 % des effectifs totaux (dont 26 % pour *A. clypeata* et 38 % pour *A. acuta*). Les faibles niveaux d'eau de 1996 et 1997 n'y ont pas permis de stationnements importants, et seul *A. clypeata* parvient à utiliser régulièrement les sites mauritaniens avec des effectifs dépassant le millier d'individus.

Pour leur alimentation nocturne, les Anatidés fréquentent presque uniquement les zones humides, les rizières asséchées en janvier ne les attirant plus. Depuis le PNOD, les mouvements se font au Sénégal surtout en direction des vallées du Djeuss et du Lampsar (*A. acuta*, *A. clypeata*), voire jusqu'aux Trois-Marigots (*A. querquedula*). Des déplacements importants se font également vers les zones d'eau douce de Mauritanie (en particulier Dioup, Keur Massène, Tombos) surtout pour *A. querquedula* (dizaines de milliers d'oiseaux), mais aussi pour *Dendrocygna bicolor* et *D. viduata*., *A. acuta* et *A. clypeata* (TRIPLET *et al.*, 1996). Des oiseaux présents de jour sur le parc du Diawling se déplacent de nuit vers le Chott Boul, et peut-être vers l'Aftoût es Saheli (surtout *A. clypeata*). L'amplitude des déplacements (jusqu'à 30 km environ) est donc semblable à celle notée dans les années 1970, mais les observations récentes mettent en évidence le rôle important, voire prépondérant, des zones humides mauritaniennes pour l'alimentation des Anatidés hivernant dans le delta.

DISCUSSION

Au cours des vingt-cinq dernières années, la plupart des espèces d'Anatidés ont connu d'importantes variations d'effectifs. Parfois liées à des artefacts d'estimation, ces variations s'expliquent surtout par l'évolution des milieux naturels (niveau et modalités d'inondation).

MODIFICATION DES MILIEUX ET ÉVOLUTION DES EFFECTIFS

Avant la mise en fonctionnement du barrage de Diama, l'inondation des vastes surfaces nécessaires à l'accueil des Anatidés dépendait de l'ampleur de la crue du fleuve Sénégal. Les niveaux d'inondation ont baissé avec la sécheresse qui a sévi dans toute la zone sahélienne du milieu des années 1970 à 1985, et des secteurs comme les Trois-Marigots n'ont guère été inondés pendant plusieurs années consécutives. Ainsi, les effectifs de toutes les espèces ont varié de façon parallèle de 1972 à 1976, en réaction aux conditions environnementales (sécheresse : ROUX *et al.*, 1976-1977). Au cours de la période hivernale, *A. querquedula* s'établissait alors en grandes concentrations mobiles sur l'ensemble de la vallée tandis que *A. acuta* fréquentait presque exclusivement le PNOD, également exploité majoritairement par *D. viduata* après la mi-janvier (ROUX *et al.*, 1978). Globalement, la faiblesse de l'inondation liée à la sécheresse était tenue pour responsable des chutes d'effectifs enregistrées certaines années sur les sites les mieux suivis (ROUX & JARRY 1984, PÉRENNOU 1991).

En revanche, l'évolution récente des effectifs accompagne l'artificialisation du delta. Pratiquement rien ne reste du delta originel dans son fonctionnement naturel. Même le PNOD, qui avait été créé pour conserver un paysage significatif du delta (DUPUY & SUIRO 1983), est maintenant alimenté en eau par un système de vannes qui permettent une gestion de l'eau selon un rythme et des niveaux d'inondation qui diffèrent des crues naturelles du fleuve. De plus, l'abaissement de la salinité a favorisé le développement d'une végétation envahissante (*Typha australis*, *Pistia stratiotes*) sur les plans d'eau. Dans le même temps, la désertification a fortement progressé sur de très grandes superficies, y compris au sein d'aires protégées, sous l'effet conjugué de l'arrêt des crues et de diverses activités humaines (remontée de la nappe phréatique saumâtre, difficulté de gestion des rizières, densité du pâturage, collecte de bois). Durant la période 1989-1996, le PNOD a globalement conservé une très grande importance pour l'accueil diurne des Anatidés. Cependant, les effectifs de plusieurs espèces y ont décru, ce qui n'a été que partiellement compensé par l'émergence d'une capacité d'accueil sur de nouvelles zones : Trois-Marigots

Source : MNHN

(remontée du niveau d'eau grâce au maintien d'un débit important au barrage de Diama), nord du Ndiael (rejet des eaux agricoles), Diawling (mise en eau en 1994). Ces chutes d'effectifs ont particulièrement concerné A. *acuta* et surtout A. *querquedula* (cette dernière espèce accusait en 1995 un déficit de quelque 100 000 individus par rapport à l'année précédente), et illustrent un dysfonctionnement des écosystèmes du PNOD.

La situation observée en 1997 montre cependant la réversibilité du statut de différentes espèces. Les vannes alimentant le PNOD en eau ont été ouvertes au moment de la crue puis pendant tout le mois de janvier, recréant des conditions d'inondation proches de celles qui prévalaient à la fin des années 1980 et au début des années 1990, et permettant l'accueil de très nombreux Anatidés. *P. gambensis* et *A. querquedula*, en particulier, ont enregistré leur plus fort effectif des 25 dernières années. L'effectif de S. *melanotos* a été également parmi les plus élevés. Outre une inondation améliorant l'attractivité du PNOD, de tels effectifs pourraient s'expliquer par l'assèchement simultané du lac d'Aleg, situé à quelques 250 km au nord-est du PNOD, qui, en janvier 1996, accueillait ces trois espèces en nombre (YÉSOU & TRIPLET 1996a). A l'inverse, ce lac était asséché en janvier 1997 et pratiquement plus aucun oiseau n'y stationnait (O. HAMERLYNCK, com. pers.).

La redistribution des principales espèces à la suite des travaux d'aménagement hydraulique a parfois pu influer sur les estimations d'effectifs. Ainsi, les deux espèces de *Dendrocygna* ont pu utiliser d'autres sites que le PNOD, et particulièrement le barrage de Diama, plus tôt que ne l'ont montré les dénombrements : une telle redistribution expliquerait certaines variations d'effectifs enregistrées au PNOD. *Alopochen aegyptiacus* présente également des fluctuations d'effectifs inexpliquées, qui sont peut-être liées à la difficulté de repérer certains rassemblements en dehors du PNOD : la submersion permanente de certains secteurs fournit maintenant des conditions favorables à l'espèce en toutes saisons, ce qui lui permet d'étendre sa période de reproduction jusqu'en hiver (TRIPLET *et al.*, 1993) et entraîne une plus grande dispersion des oiseaux.

Pour *A. acuta*, la comparaison des budgets-temps hivernaux entre les périodes 1974-1976 (ROUX *et al.*, 1978) et 1989-1990 (TRIPLET *et al.*, 1995a) montre que ces oiseaux ne couvrent plus leurs besoins en nourriture durant la nuit. Ceci semble indiquer l'appauvrissement des ressources alimentaires dans le delta, et pourrait expliquer la redistribution des effectifs : baisse sensible au PNOD, et redistribution sur des zones nouvellement mises en eau et riches sur le plan trophique (nord du Ndiael, Trois-Marigots, Diawling). Dès sa première remise en eau, le Diawling remplissait d'ailleurs les critères de zone d'importance internationale pour la conservation de l'espèce (TRIPLET *et al.*, 1995b). L'absence de remontée d'effectifs en 1997, malgré un niveau d'eau suffisant au PNOD, renforce cette impression de perte de qualité des zones d'alimentation nocturne pour ces oiseaux.

Anas querquedula montre un net attrait pour les plans d'eau abrités du vent et entourés d'une végétation rivulaire peu dense, permettant un repos sur pied. Aucun site de substitution présentant ces caractéristiques n'est apparu pour compenser l'assèchement partiel des plans d'eau du PNOD durant les hivers 1994-1995 et 1995-1996. Cette perte d'habitat s'est traduite par un effondrement des effectifs. Les fluctuations passées et la situation observée en janvier 1997 montrent cependant qu'une telle situation est réversible.

Les effectifs d'*Anas crecca*, espèce totalement inféodée au PNOD, se sont effondrés de manière inexpliquée, la petite remontée observée en 1997 ne modifiant pas la tendance à long terme. Il n'est pas certain cependant que la diminution constatée soit due à une cause locale.

Les effectifs d'*Anas clypeata* montrent un accroissement marqué, facilité par la disponibilité en habitats favorables, notamment au Diawling où la gestion récente de l'eau a permis des stationnements plus importants (de 322 individus en 1993 à 6 035 en 1996). Cependant, pour expliquer l'augmentation importante de ces effectifs dans le delta, il faut également tenir compte de la situation démographique globale de l'espèce, dont les effectifs hivernaux sont en augmentation dans la zone d'hivernage ouest-méditerranéenne à laquelle se rattachent les hivernants d'Afrique de l'Ouest (SCOTT & ROSE 1996).

Globalement, il apparaît donc que trois espèces afro-tropicales et deux espèces paléarctiques paraissent maintenir leurs effectifs, malgré des fluctuations et parfois une perte de qualité du milieu (*D. bicolor*, *D. viduata*, *A. aegyptiacus*, *A. acuta*, *A. querquedula*). Deux autres espèces paléarctiques voient leurs effectifs évoluer très nettement (accroissement pour *A. clypeata*, quasi-disparition pour *A. crecca*) pour des raisons non clairement élucidées. Les effectifs de deux espèces afro-tropicales (*P. gambensis*, *S. melanotos*) varient très fortement, sous l'effet probable d'une dégradation des capacités d'accueil dans le delta et en liaison avec la situation hydrique sur d'autres sites. Quatre des six espèces en situation favorable sont des espèces à large distribution, presque mieux qualifiées de cosmopolites que d'afro-tropicales ou de paléarctiques (*D. bicolor*, *D. viduata*, *A. acuta*, *A. clypeata*), et sont probablement assez adaptables. À l'inverse, les espèces liées aux habitats sahéliens ou afro-tropicaux pourraient être spécialisées au point de ne guère pouvoir s'adapter à des modifications profondes de leur habitat : il semble ainsi que *Nettapus auritus*, qui fréquentait le delta par centaines d'individus dans les années 1970 (ROUX *et al.*, 1976-1977) mais en a quasiment disparu depuis (RODWELL *et al.*, 1996, obs. pers.), ait souffert d'une perte d'habitat au même titre que *P. gambensis* et *S. melanotos*.

Source : MNHN

ESPOIRS ET CRAINTES

La situation est donc préoccupante. Les effectifs de certaines espèces évoluent négativement. Pour leur regroupement diurne ou leur alimentation, d'autres espèces dépendent de milieux dont la conservation n'est pas systématiquement assurée (*A. gambensis*, *S. melanotos*, *A. acuta*, *A. querquedula*, *A. crecca*). Hormis *A. clypeata* qui montre une dynamique nettement positive, la situation de toutes les espèces pourrait rapidement se dégrader car les biotopes qui les hébergent connaissent une évolution négative : végétalisation, assèchement et désertification. La désalinisation progressive de vastes zones partiellement inondées toute l'année a entraîné le développement d'immenses étendues de *Typha australis*, aux dépens des surfaces d'eau libre qui, en outre, sont localement recouvertes par un tapis de *Pistia stratoites* empêchant leur utilisation par les Anatidés. Par ailleurs, l'homme exerce sur les milieux une pression très forte, qui se traduit par l'assèchement de secteurs dont la mise en culture peut ensuite être rapidement abandonnée en raison de la salinisation de la nappe phréatique, facteur de désertification. D'autres activités humaines comme le pâturage et la coupe de bois, qui se pratiquent parfois même dans des espaces protégés, contribuent également à la désertification.

Récemment, et pour des raisons différentes, les deux grands Parcs Nationaux du Djoudj et du Diawling ont connu des difficultés de gestion qui ont limité leur utilisation par les oiseaux. Certes, les conditions de milieu ont simultanément évolué favorablement sur d'autres sites (zone de chasse du Djeuss, Trois-Marigots, nord du Ndiael), ce qui a permis une plus large utilisation de l'espace : mais rien n'assure l'existence pérenne de conditions favorables sur ces sites, dont les superficies restent de toute façon réduites.

Afin de maintenir le rôle primordial des grands espaces protégés, il convient de doter leurs gestionnaires de moyens permettant une gestion des milieux qui soit favorable au plus grand nombre d'espèces. Dans le même temps, la conservation des populations d'Anatidés doit être envisagée à une échelle plus large que celle des seuls espaces protégés, pour prendre en compte les sites non protégés mais qui peuvent accueillir des effectifs élevés, et les sites d'alimentation nocturne. Du fait des échanges inter-sites à l'échelle du delta fossile (ROUX *et al.*, 1976-1977, 1978 ; ROUX & JARRY 1984), il serait d'ailleurs logique d'étendre la réflexion sur les mesures de conservation à une échelle plus large que l'actuel delta *stricto sensu*. Dans ce contexte, le lac d'Aleg mériterait une attention particulière car il revêt une importance primordiale pour les Anatidés afro-tropicaux (*A. gambensis* et *S. melanotos* notamment) comme pour *A. querquedula* et de nombreux autres oiseaux d'eau, et paraît servir de zone de repli pour les oiseaux du delta (ROUX *et al.*, 1976-1977, 1978). L'avenir de ce lac, dont le bassin versant doit faire l'objet d'une mise en valeur agricole avec l'aide financière de la Communauté européenne, est très préoccupant (YÉSOU & TRIPLET 1996 a & b).

Mettre en place une conservation durable des oiseaux d'eau et de leurs habitats à l'échelle du delta et de la basse vallée du fleuve Sénégal est un défi pour les grands organismes nationaux et internationaux de protection de la nature. Cette conservation bénéficierait d'une coopération entre la Mauritanie et le Sénégal qui se partagent la responsabilité de ces zones humides, sans oublier le Mali qui gère le barrage de Manantali, maillon capital dans la gestion du débit du fleuve et l'alimentation du delta en eau. Elle devrait également bénéficier de l'appui (transfert de technicité, aide matérielle) des pays d'Europe qui partagent avec les pays africains ce riche patrimoine d'oiseaux migrateurs.

REMERCIEMENTS

Le travail de terrain servant de base à cette synthèse a pu être mené à bien grâce à l'aide constante et efficace des Parcs Nationaux du Sénégal. Nous rendons un hommage particulier à leur Directeur, Seydina Issa SYLLA, pour la confiance et l'amitié qu'il a témoignées aux agents de l'O.N.C. depuis 1989. Nous y associons l'ensemble du personnel des Parcs Nationaux du Sénégal et de Mauritanie pour leur accueil chaleureux. La mise en place d'une équipe dynamique au Parc National du Diawling, en Mauritanie, a révélé l'importance de la rive droite du fleuve pour les oiseaux d'eau : sa motivation et la qualité de son accueil sont des atouts pour ce Parc National à l'avenir prometteur. Nous remercions également nos collègues de l'O.N.C. Maurice BENMERGUI, Michel FOUQUET, Olivier GIRARD, François LÉGER, Jean-Baptiste MOURONVAL, Vincent SCHRICKE et Bertrand TROLLIET, qui, tout comme Nathalie HECKER (Tour-du-Valat), nous ont accompagnés ou relayés sur le terrain, ainsi que Bernard TRÉCA (O.R.S.T.O.M.) qui a participé à de nombreuses opérations de dénombrement. Olivier HAMERLYNCK (U.I.C.N. - Mauritanie) a apporté des renseignements complémentaires et une aide technique à maintes reprises. Nos missions dans le delta du Sénégal ont reçu l'appui financier de l'O.N.C. et de l'association "Oiseaux Migrateurs du Paléarctique Occidental", dont le Président Raymond Pouget a facilité nos démarches.

BIBLIOGRAPHIE

ATKINSON-WILLES, G.L., 1971.– The *International Waterfowl Censuses as a basis for Wetland Evaluation and Hunting Rationalization. Proc. Int. Conf. Cons. Wetlands and Waterfowl, Ramsar* IWRB, Slimbridge : 87-110.

CONAND, C., 1976.– *Écologie du Sénégal, vol. 2 : écosystèmes continentaux*. Faculté des Sciences, Dakar, 136 p.

DODMAN, T. & TAYLOR, V., 1995.– *African Waterfowl Census 1995*. IWRB, Slimbridge. 192 p.

DUMONT, R., 1986.– *Pour l'Afrique, j'accuse*. Plon, Paris. 458 p.

DUPUY, A. R. & FOURNIER, O., 1981.– Résultats du dénombrement aérien des oiseaux d'eau dans le Parc National des Oiseaux du Djoudj. *Rapport multicop. P.N.O.D.*, 7 p.

Source : MNHN

DUPUY, A.R. & SUIRO, P., 1983.– *Les oiseaux du Djoudj (Sénégal).* Direction Parcs Nationaux, Dakar. 95 p.

ENGELHARD, P., 1986.– *Enjeux de l'après-barrage, vallée du Sénégal.* ENDA, Ministère de la Coopération, Paris. 632 p.

GIRARD, O., TRIPLET, P., SYLLA, S.I. & NDIAYE, A., 1992.– Dénombrement des Anatidés dans le Parc national des Oiseaux du Djoudj et ses environs (janvier 1992). *Bull. Mens. ONC,* 169 : 18-22.

GIRARD, O., TROLLIET, B., FOUQUET, M., IBANEZ, F., LEGER, F., SYLLA, S.I. & RIGOULOT, J., 1991.– Dénombrement des Anatidés dans le Parc national des Oiseaux du Djoudj et ses environs (janvier 1991). *Bull. Mens. ONC,* 160 : 9-13.

HAMERLYNCK, O. & OULD SAMBA, E., 1996.– Le Parc National du Diawling : Restauration d'une plaine d'inondation et création d'un estuaire artificiel. *Bull. GTOMPO,* 14 : 31-40.

HUGHES, R.H. & HUGHES, J.S., 1992.– *Répertoire des zones humides d'Afrique.* UICN, PNUE, CMSC. Gland, 808 p.

JONES, T., 1993.– *A Directory of wetlands of International Importance. Part I : Africa.* Ramsar Conv. Bureau, Gland. 97 p.

LARTIGES, A. & TRIPLET, P., 1988.– L'aménagement du bas-delta mauritanien du fleuve Sénégal et ses conséquences possibles pour l'avifaune. *Bull. Mens. ONC,* 123 : 40-48.

LAVIEREN, B. VAN & VAN WETTEN, J.C.J., 1990.– *Profil de l'environnement de la vallée du fleuve Sénégal.* Euroconsult / RIN, Arnhem. 68 p.

MOREL, G.J. & MOREL, M.-Y., 1962.– La reproduction des oiseaux dans une région semi-aride : la vallée du Sénégal. *Alauda,* 30 : 161-203 ; 241-269.

MOREL, G.J. & ROUX, F., 1962.– Données nouvelles sur l'avifaune du Sénégal. *Oiseau et R.f.O.*, 32 : 28-56.

MOREL, G. J. & ROUX, F., 1966.– Les migrateurs paléarctiques au Sénégal. *Terre et Vie,* 20 : 19-72,143-176.

MOREL, G. J. & ROUX, F., 1973.– Les migrateurs paléarctiques : notes complémentaires. *Terre et Vie,* 27 : 523-550

NAUROIS, R., de (1969.– Peuplements et cycles de reproduction des oiseaux de la côte occidentale d'Afrique. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 56 : 1-312.

PÉRENNOU, C., 1991.– *Les recensements internationaux d'oiseaux d'eau en Afrique tropicale.* IWRB, Slimbridge sp. Publ. 15. 140 p.

ROCHETTE, C., 1964.– *Remontée des eaux marines dans le Sénégal.* O.R.S.T.O.M. Dakar, 81 p. & annexes.

RODWELL, S.P., SAUVAGE, A., RUMSEY, S.J.R. & BRÄUNLICH, A., 1996.– An annotated check-list of the birds occuring at the Parc National des Oiseaux du Djoudj in Senegal. *Malimbus,* 18 : 74-111.

ROUX, F., 1959.– Quelques données sur les Anatidés et les Charadriidés paléarctiques hivernant dans la basse vallée du Sénégal et sur leur écologie. *Terre et Vie,* 13 : 315-321.

ROUX, F., 1973.– Recensement d'oiseaux aquatiques dans le delta du Sénégal. *Oiseau et R.f.O.*, 43 : 1-15.

ROUX, F. & JARRY, G., 1984.– Numbers, composition and distribution of populations of Anatidae wintering in West africa. *Wildfowl,* 35 : 48-60.

ROUX, F., JARRY, G., MAHÉO, R. & TAMISISER, A., 1976-1977.– Importance, structure et origine des populations d'Anatidés hivernant dans le delta du Sénégal. *Oiseau et R.f.O.*, 46 : 299-336 ; 47 : 1-24.

ROUX, F., MAHÉO, R., & TAMISIER, A., 1978.– L'exploitation de la basse vallée du Sénégal (quartier d'hiver tropical) par trois espèces de canards paléarctiques et éthiopiens. *Terre et Vie,* 32 : 387-416.

SCHRICKE, V., TRIPLET, P., TRÉCA, B., SYLLA, S.I. & DIOP I., 1991.– Dénombrement des Anatidés dans le Parc national des Oiseaux du Djoudj et ses environs (janvier 1990). *Bull. Mens. ONC* ,153 : 29-34.

SCHRICKE, V., TRIPLET, P., TRÉCA, B., SYLLA, S.I. & PERROT, M., 1989.– Dénombrement des Anatidés dans le bassin du Sénégal (janvier 1989). *Bull. Mens. ONC,* 144 : 15-24.

SCOTT, D.A. & ROSE, P.M., 1996.– *Atlas of Anatidae Populations in Africa and Western Eurasia.* Wetlands International, Wageningen, 336 p.

TAYLOR, V. & ROSE, P.M., 1994.– *African Waterfowl Census 1994.* IWRB, Slimbridge, 184 p.

TRÉCA, B., 1975.– Les oiseaux d'eau et la riziculture dans le delta du Sénégal. *Oiseau & R.f.O.*, 45 : 259-265.

TRIPLET, P., SCHRICKE, V. & TRÉCA, B., 1995a.– L'exploitation de la basse vallée du Sénégal par les Anatidés paléarctiques : une actualisation des données. *Alauda,* 63 : 15-24.

TRIPLET, P., SCHRICKE, V. & YÉSOU, P., 1996.– L'hivernage des Anatidés paléarctiques dans le delta du fleuve Sénégal. *Gibier Faune Sauvage - Game and Wildlife,* 13 : 1373 - 1375.

TRIPLET, P., SYLLA, I., MOURONVAL, J.-B., BENMERGUI, M., MESSAOUD, B., NDIAYE, A., DIOUF S., HAMERLYNCK, O. & HECKER, N., 1997.– Oiseaux d'eau dans le delta du Sénégal en janvier 1997. *Bull. Mens. ONC,* 224 : 28-37.

TRIPLET, P., TROLLIET, B., YÉSOU, P., TRÉCA, B., 1993.– On the laying period of the Egyptian Goose *Alopochen aegyptiacus* in the delta of the River Senegal. *Malimbus,* 15 : 94 -95.

TRIPLET, P. & YÉSOU, P., 1993.– Contribution à la connaissance des zones humides de la partie mauritanienne du fleuve Sénégal. *Bull. GTOMPO,* 11 : 9-22.

TRIPLET, P. & YÉSOU, P., 1994.– Oiseaux d'eau dans le delta du Sénégal en janvier 1994. *Bull. Mens. ONC,* 190 : 2-11.

TRIPLET, P., YÉSOU, P., SYLLA, I., SAMBA, E., TRÉCA, B., NDAYE, A. & HAMERLYNCK, O., 1995b.– Oiseaux d'eau dans le delta du Sénégal en janvier 1995. *Bull. Mens. ONC,* 205 : 8-21.

TROLLIET, B., FOUQUET, M., TRIPLET, P. & YÉSOU, P., 1993.– Oiseaux d'eau dans le delta du Sénégal en janvier 1993. *Bull. Mens. ONC,* 185 : 2-9.

UNDERHILL, L.G. & PRYS-JONES, R.P., 1994.– Index numbers for waterbirds populations. I. Review and methodology. J. Appl. Ecol., 31 : 463-480.

VOISIN, C., 1983.– Les ardéidés du fleuve Sénégal. *Oiseau et R.f.O.,* 53 : 335-369.

YÉSOU, P. & TRIPLET, P., 1996a.– Un site d'importance internationale pour l'avifaune risque de disparaître : le Lac d'Aleg (République Islamique de Mauritanie). *Alauda,* 64 : 455-457.

YÉSOU, P. & TRIPLET, P., 1996b.– Compte-rendu de mission au Sénégal et en Mauritanie, janvier 1996. *Bull. GTOMPO,* 14 : 41-46.

YÉSOU, P., TRIPLET, P., SYLLA, I., DIARRA, M., NDIAYE, A., HAMERLYNCK, O., DIOUF, S. & TRÉCA, B., 1996.– Oiseaux d'eau dans le delta du Sénégal en janvier 1996. *Bull. mens. ONC.*, 217 : 2 - 9.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Since the seventies, dykes have been progressively erected in the Senegal delta (320 000 ha), and since 1986, the Diama dam prevents the upstream flow of the sea water. This dam constitutes a very large freshwater reservoir which supplies protected areas (the Djoudj National Park in Senegal, and the Diawling National Park in Mauritania) as well as other formely flooded zones generally

Source : MNHN

cultivated (mainly for rice production). Natural habitats have been deeply modified - development of the vegetation in the wetlands, and desertification on the periphery - with sometimes transitory positive effects for waterbirds, such as the creation or the widening of wetland areas for irrigation or hunting purposes. Since the construction of the dykes, the delta on both sides of the river is thus artificially maintained.

The Anatidae populations overwintering in the delta have been sensused since 1972. The comparison of the periods 1972-1976 and 1989-1997 (during which the surveying methods used were relatively similar) allows to describe their adaptations to the new environmental situation.

Overall, three afrotropical species and two palaearctic species maintain their numbers in spite of fluctuations and sometimes of a decrease in habitat quality (the Fulvous Whistling Duck *Dendrocygna bicolor*, the White-faced Wbistling Duck *Dendrocygna viduata*, the Egyptian Goose *Alopochen aegyptiacus*, the Pintail *Anas acuta* and the Garganey *A. querquedula*). Two other palaearctic species have undergone very important modifications in population numbers (marked increase for the Shoveler *A. clypaeta,* and near disappearance for the Green-winged Teal *A. crecca*) for yet unknown reasons, while the numbers of three afrotropical species are declining since the modification of the habitat (the Spur-winged Goose *Plectropterus gambensis*, and more particularly the Comb Duck *Sarkidiornis melanotos* and the African Pygmy Goose *Nettapus auritus*).

All sites have not seen the same evolution. The Djoudj National Bird Park still harbours the highest numbers of all the Anatidæ species present in the delta. However, for their diurnal feeding, these ducks disperse outside the protected area, up to 30 km away in the case of the Pintail. In Mauritania, the Diawling National Park will certainly play a key role when its flooding is better regulated. In this country, all wetland areas are important for the night foraging of the Anatidae.

The maintenance or the restoration of the duck populations implies that the governmental bodies in charge of the protected areas be given the means for implementing such aims. Moreover, the entire lower Senegal valley must also be taken into account, in order to include unprotected areas which are nonetheless potentially favourable to waterbirds (such as the Aleg lake in Mauritania). Such a conservation programme calls for the cooperation of national and international organisms concerned about the protection and the exploitation of these wetlands.

VERSION ABRÉGÉE

Le delta du Sénégal (320000 ha) a été progressivement endigué, surtout à partir des années 1970. Le barrage de Diama empêche la remontée de l'eau de mer dans le fleuve depuis 1986. Il forme une très grande retenue d'eau douce qui permet d'alimenter par des vannes les espaces protégés (Parcs nationaux du Djoudj au Sénégal et du Diawling en Mauritanie) et d'autres anciennes zones inondables souvent aménagées pour l'agriculture (riziculture principalement). Les milieux sont profondément modifiés (développement de la végétation dans les zones humides, désertification alentours), parfois de façon temporairement positive pour les oiseaux d'eau (création ou élargissement de zones humides pour l'irrigation ou la chasse). L'endiguement a désormais artificialisé le delta sur les deux rives du fleuve.

Les populations d'Anatidés hivernant dans le delta sont recensées depuis 1972. La comparaison des périodes 1972-1976 et 1989-1997 (durant lesquelles les techniques de recensement ont été relativement homogènes) permet de décrire leur adaptation aux nouvelles situations environnementales.

Globalement, trois espèces afro-tropicales et deux espèces paléarctiques maintiennent leurs effectifs, malgré des fluctuations et parfois une perte de qualité du milieu (Dendrocygne fauve *Dendrocygna bicolor*, Dendrocygne veuf *D. viduata*, Oie d'Égypte *Alopochen aegyptiacus*, Canard pilet *Anas acuta*, Sarcelle d'été *A. querquedula*). Deux autres espèces paléarctiques voient leurs effectifs évoluer très significativement (accroissement pour le Canard souchet *Anas clypeata*, quasi-disparition pour la Sarcelle d'hiver *A. crecca*) pour des raisons non clairement élucidées, tandis que les effectifs de trois espèces afro-tropicales déclinent à la suite des modifications environnementales (Oie de Gambie *Plectropterus gambensis* et plus encore Canard casqué *Sarkidiornis melanotos* et Sarcelle à oreillons *Nettapus auritus*).

Tous les sites n'ont pas connu la même évolution. Le Parc National des Oiseaux du Djoudj continue à accueillir les plus importants effectifs de toutes les espèces d'Anatidés présentes dans le delta. Par contre, pour leur alimentation nocturne, ces Anatidés se dispersent à l'extérieur de ce site protégé dans un rayon variable, allant jusqu'à 30 km dans le cas du Canard pilet. En Mauritanie, le Parc National du Diawling est appelé à jouer un grand rôle quand sa mise en eau pourra être régulièrement assurée. Dans ce même pays, toutes les zones humides s'avèrent importantes pour l'alimentation nocturne des Anatidés.

Le maintien ou la restauration de ces populations d'Anatidés nécessite de fournir aux responsables d'espaces protégés les moyens de gestion nécessaires à la réalisation d'un tel objectif. Ceci nécessite également d'étendre la réflexion à l'ensemble de la basse vallée du fleuve Sénégal, de façon à intégrer les espaces non protégés mais néanmoins potentiellement favorables à l'avifaune aquatique (dont le lac d'Aleg en Mauritanie). Un tel programme de conservation implique la coopération des organismes nationaux et internationaux concernés par la protection comme par l'exploitation de ces zones humides.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 28 (4) 1997 : 365-372

ÉTUDE DU SUIVI DE LA POLLUTION CHLORÉE ÉMISE PAR UNE USINE D'INCINÉRATION D'ORDURES MÉNAGÈRES PAR L'UTILISATION DE BIOINDICATEURS VÉGÉTAUX : LICHENS ET SPHAIGNES *

Sandrine GOMBERT & Juliette ASTA

Laboratoire des Écosystèmes Alpins, Centre de Biologie Alpine
Université Joseph Fourier, BP 53, 38041 Grenoble Cedex 9

SUMMARY
(original scientific paper)

MONITORING THE CHLORINE POLLUTION OF A REFUSE INCINERATOR USING LICHENS AND SPHAGNUM MOSSES.
A study of the impact of the renovation of the Grenoble refuse incinerator on the surrounding environment (within 4 km) was carried out using lichen and sphagnum moss bioaccumulation capacities. Chlorides (Cl^-), accumulated by plants, are considered as tracer pollutants of the waste incinerator plant. The lichen Parmelia sulcata *Tayl. was collected on 26 sites in town, according to a sampling strategy which took into account the distance to the incinerator plant and the wind direction. Cl^- accumulation was studied during two consecutive years. Lichens and sphagnum mosses were also collected outside the city and transplanted within, following the same sampling strategy, and were left about 8 months. The temporal and spatial evolution of plant chloride concentrations retrace the impact of the refuse incinerator on the environment.*

KEY WORDS : Incineration - Chlorides - Bioaccumulation - Lichens - Sphagnum mosses.

RÉSUMÉ
(travail original)

L'impact de la rénovation de l'usine d'incinération de Grenoble sur l'environnement proche (inférieur à 4 km) est étudié en utilisant les capacités de bioaccumulation des lichens et des sphaignes. Les chlorures Cl^- sont considérés comme les polluants traceurs de l'incinérateur accumulés dans les végétaux. L'espèce lichénique Parmelia sulcata *Tayl. est récoltée sur le terrain (ville) dans 26 stations selon une stratégie d'échantillonnage définie à partir de l'éloignement de l'usine et de la direction des vents. Un suivi de l'accumulation des Cl^- est réalisé sur deux ans. D'autre part, des lichens et des sphaignes récoltés en dehors du site d'étude sont transplantés en ville selon la même stratégie d'échantillonnage, et laissés en place environ 8 mois. L'évolution temporelle et spatiale des concentrations végétales en Cl^- met en évidence l'influence de l'usine d'incinération sur l'environnement.*

MOTS CLÉS : Incinération - Chlorures - Bioaccumulation - Lichens - Sphaignes.

INTRODUCTION

Les incinérateurs d'ordures ménagères sont situés le plus souvent en zone urbaine. De ce fait, ils contribuent de façon relativement importante aux teneurs en poussières, métaux lourds et acide chlorhydrique des villes (MARTINON, 1991). Il est alors intéressant d'avoir recours à des végétaux indicateurs de façon à estimer l'impact de l'incinération sur l'environnement.

L'utilisation de bioindicateurs végétaux dans le suivi de la pollution par les métaux lourds due à l'incinération a déjà fait l'objet de quelques travaux. Ainsi, le feuillage des arbres caducifoliés se révèle être un indicateur sensible, montrant une diminution des teneurs en Pb, Cd, Zn, Cu en fonction de l'éloignement par rapport à l'incinérateur (MARTINON, 1991 ; BACHE *et al.*, 1992). De même, des graminées (BACHE *et al.*, 1991) et des champignons supérieurs comestibles (DAILLANT *et al.*, 1994) montrent une accumulation plus forte de Pb, Cd, Hg à proximité des incinérateurs, ainsi que des sphaignes transplantées dont l'accumulation de Hg montre un modèle de distribution spatiale compatible avec la source de pollution et les phénomènes météorologiques (CARPI *et al.*, 1994).

* Manuscrit reçu le 2 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 29 septembre 1997.

Source : MNHN

Cependant, peu d'études traitent de l'impact d'autres types de pollution issus de l'incinération des ordures ménagères. Des feuilles de hêtre ont été utilisées pour doser les chlorures (Cl^-) émis par une usine d'incinération. Les variations des concentrations foliaires des Cl^- ont mis en évidence les états de fonctionnement et de dysfonctionnement de l'usine au cours des années (KELLER *et al.*, 1994). Une étude fait référence à la bioestimation de la pollution globale issue d'une usine d'incinération des ordures ménagères à l'aide des lichens (LOPPI *et al.*, 1995).

Les lichens, du fait de nombreuses particularités biologiques et structurales (absence de racine, tige, feuilles et cuticule, reviviscence, taux de croissance très faible, grande longévité, pouvoir d'accumulation) sont des bioindicateurs utilisés dans la détection des pollutions (HAWKSWORTH & HILL, 1984 ; VAN HALUWYN & LEROND, 1993).

La capacité de bioaccumulation des lichens (MARKERT, 1993) nous est apparue une approche judicieuse pour évaluer l'impact de l'usine d'incinération de Grenoble sur l'environnement. D'autres végétaux inférieurs, tels que les bryophytes sont aussi capables d'accumuler des polluants grâce à leurs capacités histologiques. C'est le cas des sphaignes qui vivent à l'état naturel sur sol humide (ex : tourbières) et qui sont déjà connues comme bioaccumulateurs de métaux lourds lorsqu'elles sont transplantées en milieu atmosphérique (MÄKINEN, 1987). Ces végétaux (lichens et sphaignes transplantées) sont capables d'accumuler des polluants quelles que soient leurs conditions d'émission, de diffusion et de dispersion, et quels que soient les procédés de lavage de fumées employés, quand les mesures physico-chimiques peuvent s'avérer difficiles à réaliser.

L'usine d'incinération étudiée a été conçue pour traiter les 243 000 tonnes d'ordures produites par an par la population des 23 communes de l'agglomération grenobloise. Construite en 1972, l'usine a fait l'objet, de 1990 à 1995, d'une rénovation visant à optimiser sa capacité de traitement et à appliquer les normes de rejet en vigueur.

Des mesures d'effluents gazeux à l'émission avant et après la mise en conformité de l'usine d'incinération effectuées par le GRECA (Groupe de Recherche sur l'Environnement et la Chimie Appliquée) ont permis d'identifier plusieurs composés majoritaires dont l'ordre d'importance est : le dichlorométhane, le trichloroéthane, le toluène, l'o-xylène, l'éthylbenzène, l'heptane, le benzène, le m-xylène et l'octane. Alors que la majorité des composés est également majoritaire dans les essences, les deux composés chlorés semblent plus spécifiques de l'incinération. De plus, de fortes teneurs en HCl étaient émises dans l'atmosphère avant la mise en conformité de l'usine d'incinération (1 100 mg/m^3), et restent, même après la rénovation, un des principaux polluants conventionnels émis (7 mg/m^3). À partir de ces résultats, le choix des chlorures résultant de ces composés chlorés nous est apparu pertinent comme traceurs de la pollution due à l'incinérateur. L'accumulation des Cl^- de l'atmosphère par des lichens et des sphaignes est une étude originale permettant un suivi de la pollution chlorée due à l'incinération.

OBJECTIFS DE L'ÉTUDE

L'étude a été menée de 1995 à 1996, c'est-à-dire pendant, et juste après la rénovation de l'usine. Elle a eu pour objectif d'effectuer un suivi spatial et temporel de l'impact des émissions chlorées par l'analyse des Cl^- accumulés par le matériel lichénique in situ, afin de vérifier si l'usine pouvait bien être une source polluante décelable par les lichens, et de voir si la rénovation de l'usine avait eu une influence sur l'accumulation des Cl^-. Le travail s'est aussi caractérisé par l'établissement d'une stratégie de surveillance de cette pollution chlorée par la mise en place de transplants végétaux.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

STRATÉGIE D'ÉCHANTILLONNAGE

La stratégie d'échantillonnage mise en œuvre pour le prélèvement des lichens et la mise en place des transplants est basée sur l'éloignement de l'usine et sur la direction des vents principaux (rose des vents fournie par la station Météo-France de Saint-Martin d'Hères située approximativement à 1 000 m de l'usine d'incinération) (FIG. 1). Ainsi, six cercles concentriques de rayons respectifs de 250 m, 500 m, 1 000 m, 2 000 m, 3 000 m et 4 000 m, dont le centre est l'usine d'incinération, ont été définis. Les directions des vents ont été représentées par des transects : le transect ouest/est représente la direction du vent le plus fréquent soufflant de l'est vers l'ouest, le transect sud-ouest/nord-est représente la direction du vent de plus forte intensité soufflant du sud-ouest vers le nord-est, le transect nord/sud est comparé aux deux autres. L'intersection d'un cercle et d'un transect définit une station caractérisée par cinq arbres sur lesquels sont prélevés ou transplantés les végétaux utilisés. Vingt six stations ont été définies par cette stratégie.

RÉCOLTE DE L'ESPÈCE LICHÉNIQUE *IN SITU*

Un recensement lichénique effectué sur l'agglomération grenobloise a permis de choisir l'espèce lichénique *Parmelia sulcata* Tayl. Celle-ci y est en effet bien développée et abondante (présente sur environ 70 % du territoire étudié) et à thalle foliacé se prélevant aisément. Plusieurs thalles de *Parmelia sulcata* ont été récoltés sur les écorces des 5 arbres de chaque station dans des condi-

Source : MNHN

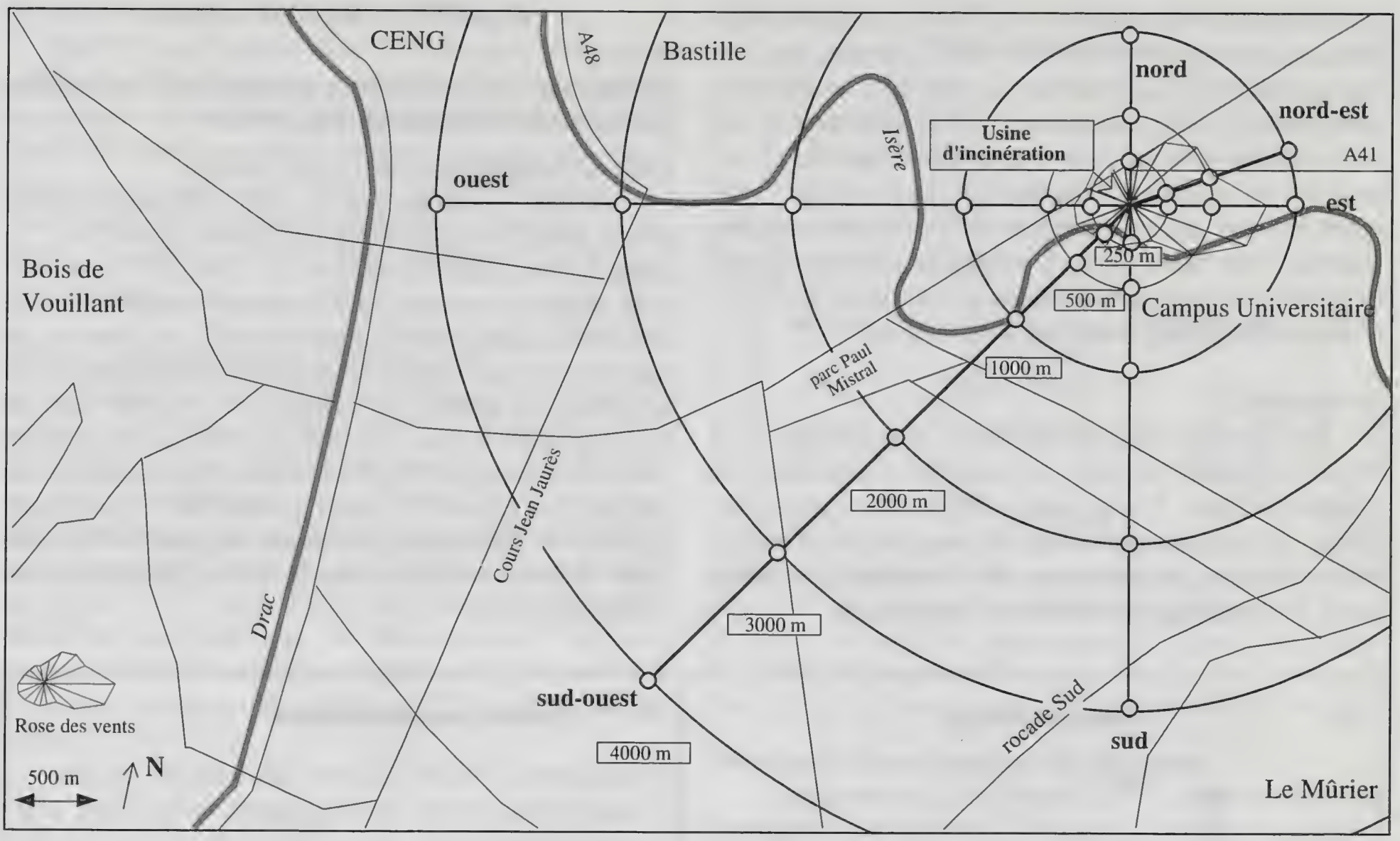


FIG. 1.– Représentation cartographique de la stratégie d'échantillonnage.

Location of the sampling sites.

tions standardisées (hauteur de prélèvement à 1,50 -2 m du sol, en exposition nord sur des arbres droits).

L'espèce lichénique *Parmelia sulcata* a été récoltée en juillet 1995 ainsi qu'en avril 1996 dans l'agglomération selon la stratégie d'échantillonnage définie précédemment.

MISE EN PLACE DE TRANSPLANTS VÉGÉTAUX

Des transplants végétaux ont été utilisés dans le but de mettre en place une stratégie de surveillance de la pollution en l'absence de végétaux autochtones. Deux espèces lichéniques choisies pour leur type morphologique différent, *Parmelia sulcata* Tayl. (thalle foliacé) et *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf. (thalle fruticuleux), ont été récoltées sur des écorces d'arbres dans le massif montagneux de la Chartreuse ; une espèce bryophytique, *Sphagnum sp.* a été récoltée dans une tourbière dans le massif de Belledonne en avril 1995. Les trois espèces végétales (constituées de plusieurs thalles) ont ensuite été placées dans des petits sacs confectionnés à partir de moustiquaire Texilux (maillage de 1 mm^2) et suspendus en exposition nord dans les 5 arbres de chaque station. Au total 390 transplants ont été mis en place.

Les transplants ont été placés sur le site d'étude en juillet 1995 c'est-à-dire 3 mois après la fin des rénovations et ont été récoltés en février 1996. Ils sont restés en place environ 8 mois.

DOSAGE DES CHLORURES

Préparation des échantillons

Les échantillons de lichens et de sphaignes provenant des 5 arbres de chaque station sont mélangés de façon à homogénéiser les données par station. Après avoir subi une phase de dessiccation à température ambiante de quelques jours, les échantillons sont pesés (200 mg +/- 1 %) et placés dans des cassettes pour inclusion (Polylabo, réf. 99934). Le pourcentage d'eau moyen de chaque espèce a été défini après passage des échantillons à l'étuve à 105 °C pendant 24 heures, ce qui permet par la suite d'exprimer les teneurs de Cl^- par quantité de matière sèche.

Protocole de macération

Les quantités de Cl^- rejetées par les échantillons étant quelquefois très faibles, il est nécessaire de rehausser la quantité de Cl^- par une solution de macération à 1 mg/l.

Source : MNHN

Chaque cassette est placée dans un bécher en polyméthylpentane (préalablement lavé à l'acide nitrique dilué de façon à éviter les contaminations en ions dues au détergent couramment utilisé, BACHEREAU, 1993) contenant 20 ml de la solution de macération. Après 15 minutes (temps au bout duquel on observe une quantité maximale de Cl^- en solution avant une réabsorption par les échantillons), les macérats sont filtrés (filtres à membrane d'acétate de cellulose 0,45 µ auparavant rincés à l'eau ultra pure afin d'éliminer le chlore présent sur la membrane).

Dosage des Cl^-

Les solutions résultant du filtrage sont analysées par chromatographie ionique par échange d'ions (Réf. de l'appareil utilisé : Dionex, série 4500i). Les valeurs indiquées par station représentent la moyenne de 5 échantillons (valeurs auxquelles ont été retranchées les teneurs en Cl^- présentes dans la solution de macération).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

ÉTUDE DE L'IMPACT DES ÉMISSIONS CHLORÉES SUR LES LICHENS RÉCOLTÉS *IN SITU*

Effet de l'éloignement de l'usine en 1995

En 1995, les teneurs en Cl^- sont généralement comprises entre 50 et 450 µg/g de matière sèche (FIG. 2). Jusqu'à une distance inférieure à 1 000 m de l'usine et dans chaque orientation (sauf l'orientation sud-ouest), une diminution significative des teneurs en Cl^- est observée, ce qui démontre que l'usine est la source d'émission des Cl^- accumulés, et qu'elle a un impact sur les lichens dans un rayon inférieur à 1 km. Au-delà de 1 000 m, une augmentation des teneurs en Cl^- est observée dans les orientations sud, ouest et sud-ouest. Celle-ci pourrait être expliquée par la présence d'industries chimiques responsables d'émissions chlorées présentes dans le sud de l'agglomération (GOMBERT, 1995).

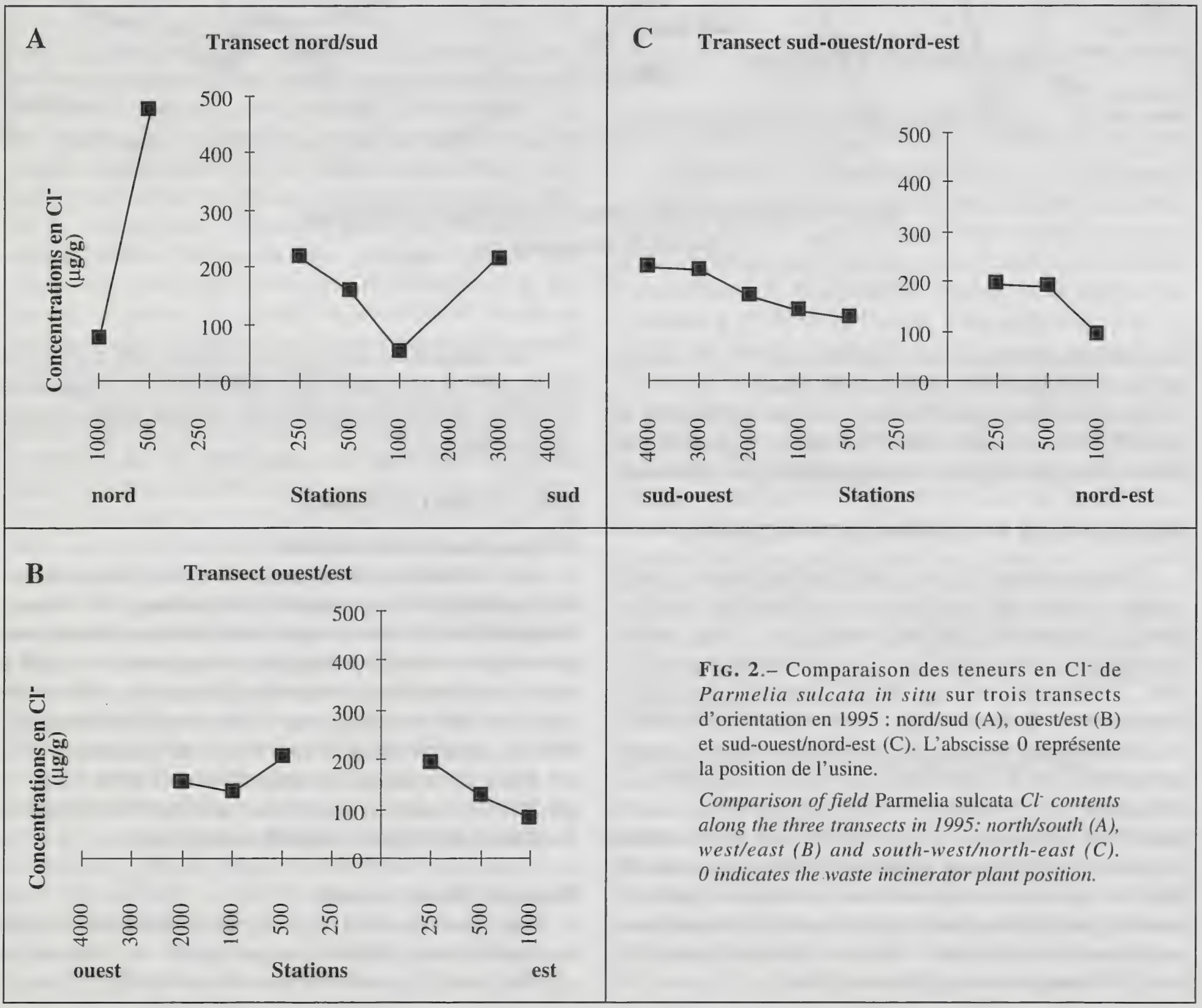


FIG. 2.– Comparaison des teneurs en Cl^- de *Parmelia sulcata in situ* sur trois transects d'orientation en 1995 : nord/sud (A), ouest/est (B) et sud-ouest/nord-est (C). L'abscisse 0 représente la position de l'usine.

Comparison of field Parmelia sulcata *Cl^- contents along the three transects in 1995: north/south (A), west/east (B) and south-west/north-east (C). 0 indicates the waste incinerator plant position.*

Source : MNHN

Effet de la direction des vents

En 1995, les stations situées sous le vent et les stations exposées au vent ont été comparées sur les transects ouest/est et sud-ouest/nord-est. Aucune différence significative n'a pu être décelée. La dispersion du panache de fumée sous l'action des vents ne semble donc pas avoir d'influence sur l'accumulation des Cl^-. Pour cette raison, l'étude reconduite en 1996 porte uniquement sur le transect nord/sud.

Effet de l'éloignement de l'usine en 1996

Lors de la récolte des échantillons de *Parmelia sulcata* en avril 1996, les teneurs en Cl^- sont comprises entre 70 et 100 µg/g (FIG. 3). Une tendance générale à la baisse en fonction de l'éloignement de l'usine d'incinération peut être observée par rapport aux valeurs de 1995. De plus, on n'observe plus de variation significative des teneurs en Cl^- en fonction de l'éloignement de l'usine. On peut donc déduire de ces résultats que les émissions de Cl^- en provenance de l'usine ont diminué en huit mois, et que l'usine n'est plus la source principale de Cl^- accumulés par les lichens.

Cette diminution des teneurs en Cl s'est déroulée de façon progressive. Malgré une très forte diminution de la quantité de HCl émise par l'usine (diminution de plus de 99 % des émissions de HCl après la rénovation), le matériel lichénique vivant réagit avec un certain temps de latence (diminution de 55 % de Cl^- observée sur la moyenne des stations du transect nord/sud entre 1995 et 1996).

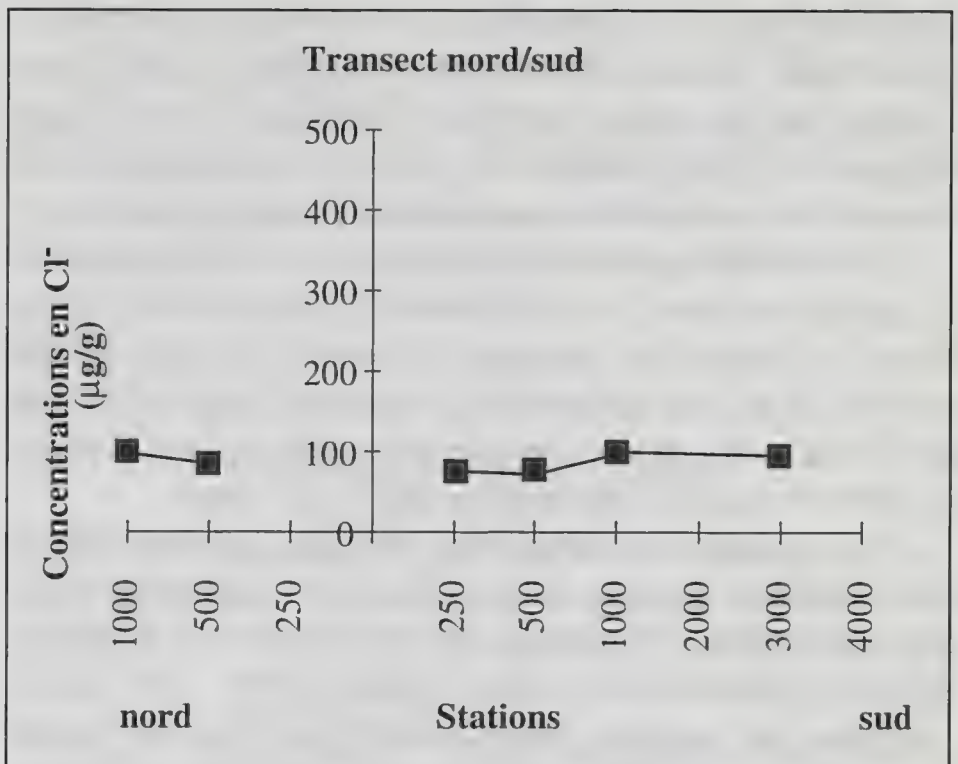


Fig. 3.– Comparaison des teneurs en Cl^- de *Parmelia sulcata* in situ sur le transect d'orientation nord/sud en 1996.

Comparison of field Parmelia sulcata *Cl^- contents along the north/south transect in 1996.*

ÉTUDE DE L'IMPACT DES ÉMISSIONS CHLORÉES SUR LES TRANSPLANTS

Analyse critique de la méthode des transplants

La méthode des transplants utilisée a présenté certains inconvénients comme :

• une perte d'échantillons d'environ 50 % sur l'ensemble des stations due à une forte fréquentation des stations ainsi qu'à l'accessibilité de certains échantillons transplantés à hauteur d'homme,

• l'altération des échantillons de lichens : modification de coloration de *Parmelia sulcata* et présence de moisissures chez les deux espèces de lichens due à la rémanence d'humidité entraînée par la nature du matériel utilisé pour la constitution des sachets. En revanche, les échantillons de sphaignes se sont bien conservés, et seuls les résultats des analyses de Cl^- effectuées dans ce matériel végétal ont pu être retenus.

Analyse de l'accumulation des chlorures

Les évolutions des teneurs en Cl^- des transplants de sphaignes en fonction de l'éloignement de l'usine sont présentées dans la figure 4. Les teneurs en Cl^- sont comprises entre 130 et 1 800 µg/g de matière sèche. Jusqu'à une distance inférieure à 1 000 m, on constate une diminution des teneurs en Cl^- en fonction de l'éloignement de l'usine (diminution significative dans trois orientations sur six : est, nord-est et sud). Au-delà de 1 000 m, une augmentation significative des valeurs de Cl^- est observée dans les orientations sud et sud-ouest, confirmant la présence de sources d'émission de Cl^- dans le sud de l'agglomération.

Les valeurs observées sont nettement plus élevées que celles obtenues pour les lichens *in situ*. Ceci peut être expliqué par la différence existant entre les milieux d'origine dans lesquels sont prélevés les végétaux analysés. Alors que les lichens "*in situ*" ont été prélevés sur des arbres situés en milieu urbain, les sphaignes ont été récoltées dans une tourbière située en contrebas de la route, susceptible de recevoir le salage pendant l'hiver et donc de concentrer les Cl^-.

Pour qu'une comparaison quantitative puisse être établie entre lichens et sphaignes, il est nécessaire de retrancher les teneurs initiales de Cl^- des transplants c'est-à-dire les valeurs témoins réalisées sur des échantillons de référence conservés au laboratoire pendant la période de transplantation. Cependant, cette teneur moyenne d'environ 730 µg/g de Cl^- par matière sèche (écart-type de 29 µg/g) est comprise entre 130 et 1 800 µg/g, ce qui indique que les transplants ont accumulé ou perdu des Cl^- selon les stations. La perte de Cl^- peut être expliquée par un lessivage des thalles dû au ruissellement des eaux de pluie plus

Source : MNHN

important que l'accumulation due aux retombées atmosphériques. Toute comparaison avec les résultats des lichens devient alors malaisée (certaines valeurs sont négatives). C'est pourquoi les valeurs des transplants ne doivent être considérées que comme des valeurs relatives.

L'évolution spatiale des teneurs en Cl^- des transplants de sphaignes dans les trois transects confirme alors celle observée à partir de l'analyse de *Parmelia sulcata in situ* en 1995, avec une diminution des teneurs jusqu'à 1 000 m de l'installation et une augmentation des teneurs à partir de 1 000 m dans les orientations sud et sud-ouest.

Les résultats concernant les sphaignes montrent donc des variations spatiales qui n'étaient plus décelables dans les échantillons lichéniques *in situ* récoltés à la même époque (c'est-à-dire en début d'année 1996). Cela sous-entendrait que les sphaignes pourraient être, pour de faibles teneurs atmosphériques de Cl^-, considérées comme de meilleurs végétaux "sentinelles" de cette pollution. Cependant, ceci mérite d'être confirmé par d'autres travaux.

CONCLUSION

Les résultats obtenus ont montré que l'observation des Cl^- dosés dans du matériel végétal présent naturellement dans l'environnement ou transplanté était tout à fait pertinente pour une étude du suivi de l'impact d'une usine d'incinération d'ordures ménagères sur l'environnement.

Le suivi spatial de l'accumulation des Cl^- par les lichens récoltés in situ a permis d'établir que l'usine était une source polluante détectée par les lichens avant sa rénovation complète puisqu'une diminution des Cl^- a été observée depuis l'usine jusqu'à 1 000 m de celle-ci dans cinq orientations différentes. Ce suivi a aussi permis de déceler une autre source polluante révélée par l'augmentation des teneurs en Cl^- à partir de 1 000 m dans les orientations sud et sud-ouest. Le suivi temporel de cette accumulation de Cl^- sur deux ans a démontré le phénomène de dépollution sur l'environnement suite à la rénovation de l'usine. En effet, les teneurs en Cl^- ont diminué sur

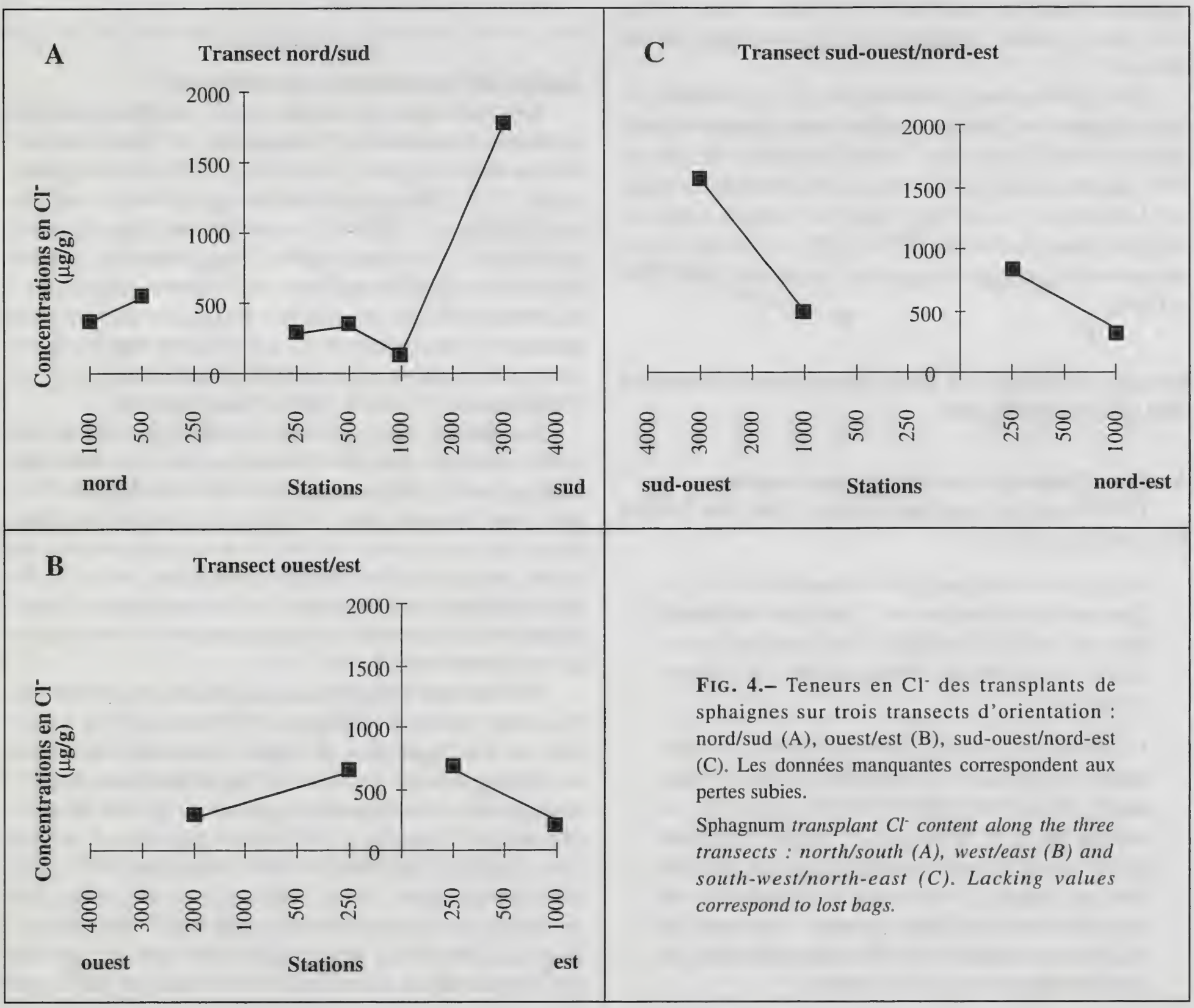


FIG. 4.– Teneurs en Cl^- des transplants de sphaignes sur trois transects d'orientation : nord/sud (A), ouest/est (B), sud-ouest/nord-est (C). Les données manquantes correspondent aux pertes subies.

Sphagnum *transplant Cl^- content along the three transects : north/south (A), west/east (B) and south-west/north-east (C). Lacking values correspond to lost bags.*

Source : MNHN

l'ensemble des transects entre 1995 et 1996 et plus aucune variation significative de ces valeurs n'a été observée en fonction de l'éloignement de l'usine en 1996.

La mise en place de transplants végétaux avait pour objectif de réaliser une surveillance "biologique" de la pollution chlorée même en l'absence de végétaux autochtones. L'utilisation des lichens détachés de leur substrat s'est révélée peu efficace et n'est pas à renouveler sous cette forme (altération des échantillons). Par contre, la stratégie de surveillance s'est révélée bien adaptée à l'utilisation des sphaignes. L'étude de l'accumulation des Cl^- par les sphaignes (végétaux non présents à l'état naturel dans les villes) a montré qu'elles réagissaient de la même façon que les lichens en place mais de manière plus sensible et pouvaient donc être considérées comme de meilleurs végétaux "sentinelles" de la pollution chlorée, après la rénovation de l'usine c'est-à-dire pour de faibles teneurs atmosphériques.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient l'ADEME pour le financement qu'elle a apporté à cette étude (contrat n° 4-93 00 19) ainsi que les laboratoires du GRIDEC ayant contribué à l'étude de l'évaluation des nuisances et impacts liés à l'incinération d'ordures ménagères et assimilés.

BIBLIOGRAPHIE

BACHE, C.A., GUTENMAN, W.H., RUTZKE, M., CHU, G., ELFVING, D.C. & LISK, D.J., 1991.– Concentrations of metals in grasses in the vicinity of a municipal waste incinerator. *Arch. Env. Cont. Toxicol.*, 20 : 538-543.

BACHE, C.A., ELFING, D.C. & LISK, D.J., 1992.– Cadmium and lead concentration in foliage near a municipal refuse incinerator. *Chemosphere*, 24, 4 : 475-481.

BACHEREAU, F., 1993.– *Rôle des lichens dans les cycles biogéochimiques*. Mémoire de DEA, Université de Grenoble 1 : 62p.

CARPI, A., WEINSTEIN, L.H. & DITZ, D.W., 1994.– Bioaccumulation of mercury by sphagnum moss near a municipal solid waste incinerator. *Air and Waste*, 44 : 669-672.

DAILLANT, O., MORNAND, J. & VAN HALUWYN, C., 1994.– Incinérateurs et contamination de champignons praticoles par les métaux lourds. *Bull. Féd. Myc. Dauphiné Savoie*, 135 : 19-26.

GOMBERT, S., 1995.– *Utilisation des lichens dans la détection de la pollution émise par l'usine d'incinération de la ville de Grenoble*. Mémoire de DEA, Université de Grenoble 1 : 34p.

HAWKSWORTH, D.L. & HILL, D.J., 1984 -*The lichen-forming fungi*. Blacky Glasgow and London : 158p.

KELLER, T., MATYSSEC, R. & GÜNTHARDT-GOERG, M.S., 1994.– Beech foliage as a bioindicator of pollution near a waste incinerator. *Env. Poll.*, 85 : 185-189.

LOPPI, S., PUTORTI, E., DE DOMINICIS, V. & BARBARO, A., 1995.– Lichens as bioindicators of air quality near a municipal solid waste incinerator (Central Italy). *Allionia*, 33 : 121-129.

MÄKINEN, A., 1987.– Sphagnum moss-bags in air pollution monitoring in the city of Helsinki. *Symposia Biologica Hungarica*, 35 : 755-776.

MARKERT, B., 1993.– *Plants as biomonitors. Indicators of heavy metals in the terrestrial environment*. VCH. Weinheim, New-York, Basel, Cambridge : 644p.

MARTINON, L., 1991.– *Etude des émissions de poussières atmosphériques d'un incinérateur d'ordures ménagères*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université Paris 6 : 167p.

VAN HALUWYN, C. & LEROND, M., 1993.– *Guide des lichens*. Editions Lechevalier. Paris : 344p.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Refuse incinerators are often located in urban areas. They are responsible for important airborne pollution, producing particles enriched with heavy metals and gases such as hydrochloric acid (MARTINON, 1991). Biomonitoring allows the evaluation of the impact of incineration on environment.

Lichens have numerous biological characteristics (lack of stem, leaves and cuticle, reviviscence, slow growth, high accumulation capacities) and are thus used as biological monitors of pollutions (HAWKSWORTH and HILL, 1984; VAN HALUWYN and LEROND, 1993). Lichens and *Sphagnum* mosses (known as heavy metal accumulators when transplanted in atmospheric environment, MAKINEN, 1987), appear to have given good results in the estimation of the impact of the Grenoble municipal solid waste incinerator on the environment.

The Grenoble incinerator was built in 1972 and was renovated between 1990 and 1996 to conform with current emission standards. After renovation, measurements of emitted gases have shown that hydrochloric acid was still a major pollutant and that two pollutants were specific of incineration: dichloromethane and trichloroethane. Chlorides were therefore used as incinerator tracers.

The study took place from 1995 to 1996, covering the transition between the former and the new Grenoble incinerator. The aim was first to study the spatial and temporal evolution of the accumulation of chlorides in urban lichens (lichens *in situ*) in order to check the impact of the incinerator pollution on the environment and to monitor this possible impact. Secondly, the aim was to implement a surveillance strategy of the chlorine pollution using transplanted lichens and sphagnum mosses.

A sampling strategy was used to gather lichens *in situ* and to place transplanted species (FIG. 1). Six concentric circles were determined, which materialized the distance to the incinerator (radii: 250, 500, 1000, 2000, 3000 and 4000 metres. Three transects were established in relation to wind directions (one west/east transect corresponding to the most frequent wind, one south-west/north-east transect corresponding to the strongest wind, and a north/south transect for comparative purposes). The intersections of transects and circles defined 26 sites, each characterized by five trees on which lichens and *Sphagnum* mosses were gathered or transplanted.

The lichen species *Parmelia sulcata* Tayl. was collected in July 1995 and in April 1996 in the conurbation of Grenoble, according to the sampling strategy. Two lichen species, *Parmelia sulcata* Tayl. and *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zofp., and one *Sphagnum* species were used in transplantation experiments, after collection in the mountains around Grenoble. They were transplanted in the city in July 1995, about three months after the end of the minerator renovation. They were re-collected in February 1996, having remained in position about eight months.

In 1995, at the time of the collection of the *Parmelia sulcata* species (*in situ*), a significant decrease of chloride levels in thalli was observed in each direction as far as 1000 m from the incinerator (except in the south-west direction) (FIG. 2). This showed that

Source : MNHN

lichens detect the incinerator pollution within a radius of a 1 000 m. At longer distances, however, an increase in chloride levels was noted, which could could have been caused by chemical factories situated to the south of the conurbation (GOMBERT, 1995). Moroever, as no differences were observed in relation to orientation, we concluded that wind direction had no effect on chloride accumulation by lichens. For this reason, the second survey, in 1996, was only carried out along the north/south transect.

In 1996, at the time of the collection of the *Parmelia sulcata* species (*in situ*) a general decline was observed in relation to 1995. Furthermore, there were no significant variations of chloride contents in relation to the incinerator location (FIG. 3). It was concluded that chloride emissions had decreased in eight months. Moroever, the incinerator was not the only pollutant source of chlorides accumulated in lichens.

The spatial and temporal evolution of chloride accumulation in lichens *in situ* showed a decrease of the pollution on the environment following the renovation of the incinerator.

Transplantation method has shown some disadvantages such as the loss of numerous species and the deterioration of transplanted lichens. Only results concerning transplanted *Sphagnum* mosses were therefore analysed. Because of differences between the original gathering sites, chloride levels of transplanted species could not be compared quantitatively; only the spatial evolution was taken into account.

As far as 1 000 m from the incinerator, a significant decrease of chloride levels was noted in three directions: east, north-east and south. Further than 1 000 m, a significant increase was observed to the south and south-east, which could confirm the presence of chemical pollution from factories to the south of the conurbation (FIG. 4).

The spatial evolution of chloride levels in transplanted *Sphagnum* mosses confirmed the results obtained for *Parmelia sulcata in situ* in 1995. However, these spatial variations were not observed in the *Parmelia sulcata* collected *in situ* in 1996, at the same time the transplanted species were collected. We could conclude that *Sphagnum* mosses are better bioindicators than lichens for low chloride concentrations in the atmosphere. However, further investigations are needed to confirm this hypothesis.

Source : MNHN

RÉSUMÉS DE THÈSES

Laurent BOULET.– ***Approche phytoécologique de la dynamique des végétations primaires dans les carrières de roches massives*****. Doctorat de l'Université de Rennes I, mention Sciences biologiques. Soutenue le 11 décembre 1996. Jury : J. BARDAT, président; S. MULLER S., J. TOUFFET, rapporteurs, M.T. MISSET, A. LECOINTE et J.E. LEVASSEUR examinateur.**

Une analyse synchronique de la dynamique de la végétation dans les carrières normandes permet de définir huit trajectoires de succession de type primaire sur calcaire et douze autres sur silice. La mise en évidence de ces séries dynamiques repose sur un inventaire et une caractérisation des groupements végétaux des carrières abandonnées. Trente-cinq de ces derniers sont ainsi répertoriés selon la méthode phytosociologique sigmatiste.

Une étude diachronique de l'évolution de la végétation est rendue possible grâce à l'utilisation de photographies aériennes où sont distinguées les zones dénudées, les strates herbacées, arbustives et arborescentes. La recolonisation est plus rapide les premières années, et ceci d'autant plus qu'il s'agit de petites carrières. En outre, la dynamique des végétations primaires est un processus qui n'est ni homogène dans l'espace, ni uniforme dans le temps, compte tenu des hétérogénéités stationnelles de départ.

La dernière partie du mémoire est consacrée à l'étude des phénomènes de dispersion anémochore et à l'incidence de cette dernière sur la dynamique de la végétation. Dans des milieux aussi hétérogènes, la théorie "organismique" de GLEASON semble plus appropriée que celle faisant appel au concept de facilitation (succession autogénique) de CLEMENTS. La végétation environnante explique la composition de la végétation présente sur la carrière et l'étude de l'anémochorie permet d'expliquer en partie la différence entre la végétation potentielle et la végétation exprimée. De plus, l'examen de l'ensemble des espèces captées, tant sur le plan qualitatif que quantitatif, apporte des éléments de réponse sur la dynamique particulière de la végétation des carrières de Normandie.

Olufemi Abiodun SODEINDE.– ***The Ecology, Reproductive Biology and Economic Importance of Rodents in an Arable Agroecosystem in Southwest Nigeria*****. 313 p, Ph. D Thesis, University of Ibadan, Nigeria, 17th October 1995, J.A. Odebiyi (Chairman), S. Ogunyemi (Supervisor), A.E. Falaye (Internal examiner), G.A.O. Arawomo (External examiner).**

The composition, population structure, reproductive and general ecology, and ectoparasites of rodents on an arable crops research farm in Ikenne (6°52'N, 3°42'E), southwest Nigeria were studied ffom January 1989 to August 1991. The rodents were captured in three microhahitats using mainly Wooden Economical Box (WEB) live-traps, snap traps and the drive method. The microhabitats: cropped (cultivated) areas, fallow areas and crop-fallow ecotones, occurred in a mosaic composed of crops and fallows of different ages and their ecotones. The crops cultivated were maize (*Zea mays* L.), rice *(Oryza sativa* L.), cassava *(Manihot* spp. Crantz), cowpea *(Vigna unguiculata* (L.) Walp) and soybean *(Glyrine max* (L.) Merr.).

The rodents caught were the murids, *Arvicanthis niloticus* Desmarest, *Dasymys incomtus* Sundevall, *Mastomys natalensis* Smith, *Uranomys foxi* Thomas, *Mus musculoides* Temminck, *Lemniscomys striatus* Linnacus, *Lophuromys sikapusi* Temminck, *Praomys tullbergi* Thomas and *Cricetomys gambianus* Waterhouse; the cricetid, *Tatera kempi* Wroughton; sciurid, *Xerus erythropas* Geoffroy; and hystricomorph, *Thryonomys swinderianus* Temminck. The four most common species were *D. incomtus* (21.6%), *A. niloticus* (15.6%), M. *natalensis* (15.3%) and *U. foxi* (13.0%).

The highest number of rodents were caught in the dry season (Jan. - Mar.) (when the animals concentrated in refuge habitats), the late rainy season (Jul. -Sept.) and end of rainy season (Oct.-Dec.) (due to recruitment of young). Rodents were trap-sky during the early rainy season (Apr.-Jun.). Monthly population estimated from grids using the removal method, fluctuated between 3 to 43 individuals/ha with a mean of 17 ± 12 (SD).

Measures of community structure abundance: (N), species richness (S), and indices of diversity (H') and evenness (J'), were calculated for each month, for analysis of temporal trend; and for each, microhabitat and crop type, for analyses of spatial pattern. Rodent communities in the area had their highest N. S. H' and J' during the dry, late rainy and end of rainy seasons. The microhabitat with the best food-cover combination (crop-fallow ecotone) had the highest S and H' and the microhabitat with the best all-season cover (fallow) had the highest N. Rodent communities in the crop types had similar values of N. S. H' and J'.

Univariate and discriminant analyses of habitat variables, showed that rodent species were associated with different microbabitat conditions: *M. natalensis, U. foxi, M. musculoides, L. striatus, A. niloticus* and *D. incomtus* showed preference for areas with moderate ground and horizontal cover, *T. swinderianus* was associated with high horizontal cover, *L. sikapusi* and *P. tullbergi* showed prediliction for high horizontal cover, and *X. erythropus* and *T. kempi* (typical grassland forms) occurred in areas with low horizontal cover.

Investigation of reproductive biology revealed no significant gender bias among individuals of the species, except *M. natalensis.* Males with scrotal testis (fecund) were available in most months as were reproductively-active (lactating and/or pregnant) females, and breeding activity peaked during the rainy and end of rainy seasons. Post-partum pregnancies were recorded in females of most species and litter size ranged between 2 to 8 embryos/female.

Source : MNHN

There was temporal variation in the relative age composition of each rodent species. For most species, juveniles were most numerous in February/March, August/September and October/November. Subadult and adult peaks were either concurrent with, or occurred after juvenile peaks. The number of adults of each species was higher than of subadults or juveniles, suggesting juvenile mortality was high or juveniles were less errant than subadults and adut, and were as a result caught less by traps.

Mites and ticks (Acarina), lice (Anoplura), fleas (Siphonaptera), earwigs (Dermaptera) and louse flies (Diptera) were the ectoparasites collected from rodents. Mites (widely implicated in zoonoses) were most common amd abundant on rodent hosts and *T. swinderianus, C. gambianus* amd *A. niloticus* (all delicacies) were among the highly-infested host species.

All the crops surveyed (maize, rice, cowpea, soybean, cassava) suffered pre-harvest rodent damage to their sown grains, stems and fruits (graminaceous crops), and tubers (cassava). The highest number (and proportion) of individuals was caught in maize. Rodent damage to the harvested crop assessed for maize and cassava was 15.5% and 16.4% respectively.

It is concluded that populations of rodent species on the farm are stable although results of habitat associations and population dynamics can be employed in manipulating the populations. Damage to crops can be mitigated by application of cultural methods augmented by little chemical control. Because of the danger of zoonoses to agricultural workers on the farm, epidimiological studies of rodents and their vectors should be undertaken.

Source : MNHN

ANALYSE D'OUVRAGE

GOODALL, D.W.– *River and stream ecosystems* (Ecosystems of the world). Elsevier. 817 p.

L'ouvrage s'inscrit dans la collection "Ecosystems of the world" publiée sous la direction de D.W. GOODALL, aux éditions Elsevier. C'est le premier volume faisant partie de la série "Aquatic Ecosystems" ; rappelons que vingt et un volumes ont été publiés dans la rubrique "Terrestrial ecosystems". L'ouvrage est placé sous la responsabilité scientifique de C.E. CUSHING, K.W. CUMMINS & G.N. MINSHALL. Vingt-trois chapitres ont été rédigés par cinquante auteurs. L'originalité de cette œuvre collective réside dans le fait que des contributions portent sur les principaux types de systèmes fluviaux existant dans l'ensemble des continents : Amérique du nord, centrale et Amérique du sud, Afrique, Asie, Australie, Nouvelle-Zélande, Océanie.

Cette recherche d'exhaustivité apparaît comme la volonté de fournir au lecteur des informations complètes sur la structure, le fonctionnement et la dynamique des cours d'eau dans les différents biomes. On peut se demander, en effet, quel est la part respective entre les caractères constants qui constituent les dénominateurs de tous les cours d'eau et les particularismes liés au climat, à la géologie, à la géomorphologie, à l'histoire et à la spécificité des actions anthropiques. Les écosystèmes terrestres, dans la mesure où ils sont directement exposés aux paramètres climatiques (températures, précipitations) qui s'individualisent par une grande variabilité dans l'espace et dans le temps, ont des structures très différentes, depuis les déserts jusqu'aux forêts boréales de résineux. L'eau, par les propriétés que lui donne son état de fluide, est-elle un facteur d'uniformisation ? Cette problématique se présentait donc, pour les biologistes, comme un challenge dont les résultats étaient incertains.

Une autre originalité de l'ouvrage repose sur le fait que tous les auteurs ont étudié les cours d'eau en prenant, comme "étalon comparatif", les théories du RCC (River Continuum Concept) de VANOTTE *et al.* (1980) et du PDC (Patch Dynamic Concept) de TOWNSEND (1989). Il n'est pas superflu de rappeler les idées force qui sous-tendent ces concepts. **Le concept du RCC élaboré par VANNOTE *et al.*, montre que les modifications progressives des paramètres physiques (climatologiques, hydrologiques, géomorphologiques, hydrochimiques) de l'amont vers l'aval sont à l'origine d'un gradient continu de ressources disponibles.** La distribution des peuplements d'invertébrés sur le profil longitudinal serait dépendante des stratégies développées par les espèces pour exploiter ces ressources. En amont, on aurait une forte représentation de broyeurs pas suite d'apports d'origine forestière (feuilles, aiguilles, bois). C'est le cas dans les régions de montagne qui possèdent une couverture de résineux. En revanche, dans les cours d'eau de montagnes tempérées, on constate une forte représentation des filtreurs par suite de l'arrivée de fines particules, s'il existe de vastes surfaces déforestées. La diminution de la taille des particules vers l'aval permet la mise en œuvre du groupe fonctionnel des collecteurs. Dans le cas des cours d'eau plus larges et recevant beaucoup de lumière, le développement du périphyton et du périlithon favorise l'installation des brouteurs. À l'aval, la turbidité de l'eau réduit la productivité primaire ; les invertébrés sont tributaires des apports de l'amont et du phytoplancton qui exploite la partie superficielle de la lame d'eau, grâce au ralentissement du cours d'eau. La faune est dominée par les collecteurs et les filtreurs qui consomment les organismes dérivant ou les algues planctoniques. Le caractère le plus remarquable est l'absence des brouteurs et des broyeurs.

Ce schéma est susceptible de variations. Ainsi, un tronçon de cours d'eau peut se trouver dans un environnement végétal très différent. Les comparaisons sont encore insuffisantes. Dans le cas d'un cours d'eau situé dans l'étage montagnard entre 800 et 1 600 m, la nature et la structure des peuplements d'invertébrés sont différentes suivant qu'il existe un environnement de prairies, de forêts ou de champs cultivés pour un même tronçon. La nature des matériaux a une incidence sur le fonctionnement géomorphologique et les caractéristiques physicochimiques des habitats. Ainsi, durant les périodes de péjoration climatique (petit âge glaciaire, par exemple), la progradation d'une charge grossière a favorisé un fonctionnement par tressage, c'est-à-dire la formation de chenaux nombreux et instables dont le substratum est constitué de matériaux grossiers. En revanche, en période d'optimum climatique, c'est le fonctionnement par méandres qui prévaut. Ces différences ne sont pas sans conséquence sur la structuration des peuplements d'invertébrés et de macrophytes.

Les organismes vivants se regroupent en taches en fonction de l'intensité et de la fréquence des perturbations. Suivant les modalités d'alternance entre période silencieuse (stase) et période paroxystique, les organismes peuvent persister, se déplacer, disparaître et se reconstituer ailleurs. Cette dynamique dépend, en fait, de l'intensité des variations spatiales et temporelles.

Les taches qui sont sous la dépendance **d'un contrôle par la mobilité** se forment dans les hydrosystèmes où se produisent de fortes variations de débits ; au cours d'événements paroxystiques, de grandes quantités d'énergie cinétique sont dissipées. Suivant le type biologique auquel ils appartiennent, les animaux se déplacent verticalement dans le compartiment souterrain ou transversalement dans les annexes, qui jouent le rôle de refuge. Le contrôle par la mobilité s'applique également aux espèces pionnières, voire post-pionnières dont les populations ne peuvent maintenir leurs effectifs que par une errance perpétuelle dans le lit d'inondation. L'érosion détruit les peuplements en place, mais la sédimentation est à l'origine de sites nus où les graines peuvent germer et les propagules se fixer. C'est le cas de toutes les espèces de *Salix*. Le modèle de la **loterie compétitive** conduit à la formation de taches par suite d'une occupation rapide et massive de l'espace par une population opportuniste à la faveur d'une conjonction spatio-temporelle favorable. En fait, potentiellement le site où s'implante la population peut être attractif pour

Source : MNHN

un grand nombre d'espèces, mais à la faveur d'une situation hydrologique déterminée, une seule va monopoliser l'espace dans un intervalle de temps très court. Le modèle de **contrôle par la dominance** conduit à une mosaïque de taches, dont chacune correspond à un stade différent d'une succession. Généralement, chacun de ces stades s'individualise par une population dominante qui monopolise plus de 90 % de la biomasse (distribution géométrique). C'est le cas, par exemple, de *Salix,* de *Populus* ou d'*Alnus.* Cet assemblage de taches s'observe dans les hydrosystèmes à fonctionnement géomorphologique actif, où tous les cas de figure existent entre des taches d'herbacés correspondant à des groupements pionniers sur les paliers les plus bas du lit ordinaire et des taches de bois durs sur les paliers les plus hauts qui se trouvent en dehors du champ d'érosion. Dans ce dernier cas, la communauté est contrôlée par la **niche écologique.** Entre la cime des arbres les plus grands et le toit de la nappe phréatique existe un grand nombre de sous espaces superposés qui sont explorés par des groupes fonctionnels ayant des exigences écologiques complémentaires, parfois antagonistes (cohabitation d'espèces mésophiles qui, à l'aide d'un appareil racinaire traçant, exploitent les premiers décimètres du sol et des phréatophytes hygrophiles dont l'appareil racinaire, en s'enfonçant profondément, est toujours en contact avec l'eau).

Le PDC est un concept particulièrement riche dans la mesure où la clé de la dynamique et du fonctionnement des hydrosystèmes réside dans la forte variation des flux d'eau, de sédiments, de matière organique (qu'elle soit sous forme de troncs, ou à l'état de particules), de nutriments et d'énergie. L'homme, par ses interventions, est capable d'augmenter cette variabilité en créant des situations nouvelles par effet de surabondance (explosion démographique des macrophytes et des algues) ou de pénurie (paradoxalement, les espèces des milieux secs, voire arides, sont de plus en plus nombreuses dans les lits ordinaires des cours d'eaux).

L'intérêt était grand d'éprouver les concepts dans le cadre d'une gamme étalée d'hydrosystèmes dans la mesure où l'eau s'individualise par sa grande inertie calorifique (faibles écarts thermiques entre la saison froide et la saison chaude) et par une disponibilité permanente des nutriments. L'existence, parmi les hydrophytes et les hélophytes, de nombreuses espèces cosmopolites présentes dans une grande partie de la biosphère (comme *Phragmites australis* ou *Cladium mariscus)* illustre bien ce phénomène d'égalisation des paramètres physicochimiques de l'eau qui, par rapport à leur environnement climatique, s'accompagne d'un effet tampon. On pouvait donc s'attendre à des réponses biologiques aux différences entre les climats de la planète moins marqués entre hydrosystèmes qu'entre écosystèmes terrestres. **Enfin, dans la plupart des contributions, l'accent est mis sur les effets des actions anthropiques : on citera l'endiguement des cours d'eau, l'enfoncement des nappes phréatiques, les aménagements hydroélectriques, la surabondance de nutriments.**

Les auteurs montrent qu'à un haut degré d'homothétie se surajoutent des causes de divergence. Si les crues constituent un des dénominateurs communs entre les systèmes fluviaux, on ne peut mettre sur un même plan un cours d'eau dans des sections montagnardes et dans des sections de basse plaine. Dans le premier cas, on constate une augmentation du débit qui est contenue dans un lit ordinaire, souvent encaissé ; dans le deuxième cas, la lame d'eau s'étale sur de vastes surfaces. Les inondations vont avoir un effet sur la plaine d'inondation (par exemple par sédimentation des matières en suspension), mais, en revanche, cette dernière va modifier profondément, pendant une période de longueur variable, l'hydrochimie du chenal : lixiviation des nitrates et des polluants, entraînement de la matière organique ; ces phénomènes vont s'ajouter aux modifications brutales que vont subir les peuplements animaux et végétaux qui occupent le chenal et les bras vifs ? S'il existe des différences flagrantes entre les sections du profil longitudinal, on constate qu'elles existent également entre les différents types d'hydrosystèmes. Les capacités de récupération, de retour à un état antérieur après une perturbation se produisent-elles suivant les mêmes modalités ? Quand on compare les résultats des différents auteurs, on constate qu'il existe un très grand nombre de cas de figures. Dans le cas des cours d'eau nord-américains ou européens, on considère que deux mois est un intervalle suffisant pour que la flore algale et les peuplements de macro-invertébrés se reconstituent. Après cette durée, la rivière aurait perdu la mémoire de l'événement paroxystique ? Mais qu'en est-il après une crue décennale, trentennale ou centennale ? Cependant, les processus de restauration peuvent intervenir suivant des modalités très différentes. Le problème des seuils est fondamental ; à partir de quel débit, par exemple, pour une population déterminée il y a-t-il dérive, effondrement des effectifs, que deviennent les populations quand il y a déplacement vers l'aval de la charge grossière ? L'existence de refuges permet-elle une reconstitution du pool originel dans un intervalle de temps beaucoup plus court ? il manque des expériences en vraie grandeur pour comparer la réponse de tronçons homologues par leur pente et leur débit, en relation ou non avec un réseau hiérarchisé de bras secondaires. En outre, les effets d'une crue dépendent de l'antériorité du système, c'est-à-dire des événements qui l'ont précédée. Par exemple, intervient-elle après une séquence d'événements de très forte intensité ou à la suite d'une longue période silencieuse ? Ainsi, les fortes crues automnales qui sévissent dans les régions méditerranéennes interviennent sur une rivière où ne persistaient en été que quelques nappes d'eau dormantes dans les mouilles. On connaît mal, d'autre part, les stratégies des différents groupes fonctionnels ; pour échapper à l'effet dépressif des fortes perturbations. En revanche, de nombreux travaux ont analysé, dans les habitats inondés périodiquement, les réponses des populations à cette perturbation majeure que constitue l'assèchement. Dans plusieurs communications, des auteurs insistent sur les différences de réponses biologiques à la perturbation suivant que la crue intervient pendant la saison froide ou durant la période d'activité phytosynthétique durant laquelle la diversité des populations d'invertébrés est maximale. Une submersion hivernale a peu d'effets sur les forêts de bois durs qui recèlent des espèces collinéennes ou montagnardes comme *Carpinus betulus* ou *Fagus sylvatica,* alors qu'une inondation au moment de la fusion nivale et glaciaire est dissuasive pour des végétaux qui ne sont pas des phréatophytes stricts.

On ne peut, d'autre part, mettre sur le même pied toutes les perturbations. Si on ne prend pas en compte le niveau d'intensité, la durée qui sépare deux événements comparables (débit voisin) et la surface du champ où se dissipe l'énergie, il est impossible de faire des simulations pertinentes sur la capacité de récupération du chenal et des annexes. Ainsi, les perturbations de fréquence et d'intensité moyenne sont responsables, au niveau des écosystèmes lotiques, d'un **équilibre dynamique** résultant des interactions entre des taux de croissance, d'exclusion compétitive et les fréquences de réduction des populations. En revanche, une crue centennale aura un impact très fort sur une grande partie du profil longitudinal ; elle s'accompagnera, d'autre part, de séquelles qui persisteront plusieurs années. En fait, le problème des **seuils** et celui d'une **stabilité de trajectoire** sont fondamentaux, dans la mesure où ils permettent de décrire **une dynamique de façon continue entre deux événements ; le retour à un état initial sera suivi d'une longue phase de remontée biologique.** La prise en compte de ces phénomènes alternatifs est fondamen-

Source : MNHN

tale pour établir une relation entre diversité des peuplements végétaux et animaux et fonctionnement ; comme l'a montré l'équipe de Lyon I qui travaille sur la dynamique des macrophytes, la biodiversité des peuplements hydrophytes est corrélée au degré de connectivité, c'est-à-dire, en fait, à la fréquence de passage des crues, à leur intensité et aux modalités de dissipation de l'énergie cinétique.

Les remarques faites sur la prolifération des végétaux aquatiques montrent que plusieurs constantes sont communes aux cours d'eau concernés : faible amplitude de variations de la ligne d'eau, ralentissement du courant, substrat constitué de limons et de vases pour les phanérogames, de blocs et de galets dans le cas des algues de type *Cladophora,* température optimale comprise entre 15 et 25 °C. En fait, les conditions d'explosion démographique sont limitées à certains tronçons, bien qu'il y ait, dans la plupart des cours d'eau, surabondamce de nutriments. Par exemple, les cas de prolifération sont rares dans les Alpes du Nord ; les températures basses des eaux de fusion nivale et glaciaire, la forte énergie dissipée pendant les périodes de hautes eaux durant la première moitié de la saison chaude constituent des obstacles à l'établissement des macrophytes et des algues. Les cours d'eau appartenant au domaine atlantico-européen à l'ouest du Rhône qui subissent des crues en hiver ou au printemps sont plus attractifs pour les hydrophytes. Il en est de même pour les cours d'eau de la région méditerranéenne ; le tarissement des eaux pendant la saison chaude a pour conséquence une prolifération d'algues filamenteuses, dans des vasques ou des trous d'eau.

On retrouve, dans plusieurs chapitres, l'obligation de prendre en compte l'utilisation de l'espace dans la plaine d'inondation, voire du bassin versant, pour expliciter les changements qui interviennent au niveau des peuplements végétaux et animaux, parmi les paramètres majeurs, les auteurs retiennent :

– les rapports entre surfaces occupées respectivement par les forêts, les prairies, les champs cultivés, les surfaces sans végétation (révélateur de l'activité du cours d'eau), les surfaces imperméabilisées ;

– **la nature des écosystèmes :** forêts de feuillus ou de résineux produisant une litière se minéralisant rapidement ou se transformant lentement dans des processus d'humification, forêts de bois durs à capacité élevée d'oligotrophisation, agrosystèmes comme les champs de maïs requérant de grandes quantités d'engrais et d'herbicides, etc. ;

– les rapports entre surfaces remaniées en période de crue et surfaces à l'abri de l'action érosive. Plusieurs auteurs font référence au phénomène récent de la végétalisation des lits endigués qui apparaît comme une conséquence de la régulation des cours d'eau par la construction de réservoirs. L'implantation des ligneux est favorisée par la suppression des phénomènes érosifs, pour des débits inférieurs à ceux d'une crue décennale. En revanche, pour des débits supérieurs, la capacité de régulation des barrages devient très faible, de telle sorte qu'une grande quantité d'énergie est dissipée avec des conséquences qui peuvent être graves ; formation d'embâcles, détérioration des seuils et des digues. Les ouvrages amplifient ou créent des discontinuités, qui interrompent le gradient longitudinal. C'est le cas, par exemple, des tronçons court-circuités dans le cadre d'une succession de barrages au fil de l'eau. **Des débits réservés très faibles, l'approfondissement des nappes phréatiques, la mise hors inondation des paliers les plus hauts, la stabilisation des dépôts, la réduction de la charge grossière font que l'hydrosystème acquiert les propriétés nouvelles qui s'accompagnent d'une perte de spécificité** (par exemple, la raréfaction, voir la disparition des forêts de bois tendres). Une interrogation existe concernant l'effet des crues supérieures aux crues de fréquence décennale sur les évolutions en cours. Dans la mesure où les eaux excédentaires sont rejetées dans l'ancien cours, il y a, pendant quelques jours, récurrence du fonctionnement ancien. Ce problème est commun à tous les grands hydrosystèmes du monde. Ce n'est, qu'au sein d'entités fonctionnelles homogènes, qu'on peut parvenir à modéliser la distribution des différents groupes fonctionnels, par exemple d'invertébrés, suivant les composantes longitudinale, transversale et verticale. On peut, dans une deuxième étape, évaluer les changements qui interviennent quand on passe à une marche plus basse de "l'escalier hydraulique".

Les grandes agglomérations sont, également, à l'origine de discontinuités ; à l'aval, les hydrosystèmes ont, généralement, tendance à devenir hétérotrophes.

Dans plusieurs articles, les problèmes des spécificités sont abordés et de leurs conséquences sur le fonctionnement général du chenal analysées. Nous donnerons l'exemple des cours d'eau qui sont pris par les glaces, des rivières où transitent de façon régulière d'énormes volumes d'eau comme c'est le cas, en Asie, lorsqu'elles sont alimentées par les pluies de moussons. Il en est de même pour les cours d'eau qui sont soumis à des étiages très sévères (par exemple, en Espagne ou dans l'Afrique du Sud) ; les auteurs montrent que les discontinuités temporelles sont responsables de processus alternatifs qui occultent, parfois de façon durable, l'effet gradient. Les particularismes hydrologiques sont à l'origine d'une mise en place de dispositifs adaptatifs et de l'acquisition par les populations de stratégies leur permettant d'exploiter les ressources disponibles. C'est le cas dans le bassin de l'Amazone où une nappe d'eau susceptible d'atteindre 10 mètres d'épaisseur, persiste pendant plusieurs mois dans les forêts ; une des conséquences est une forte représentation des populations de poissons et d'amphibiens frugivores et granivores.

Si plusieurs articles évoquent **l'endémismes** dans les systèmes fluviaux, ils donnent peu d'informations sur leurs particularités biologiques et leur rôle, des espèces concernées dans le fonctionnement des réseaux trophiques.

L'ouvrage "Rivers and streams ecosystems" présente un très grand intérêt pour les hydrobiologistes, les hydrologues, les hydrochimistes et les phytoccologues, car il donne une information homogène sur les principaux types d'hydrosystèmes présents dans la biosphère. On y trouve les fondements pour l'établissement d'une typologie fonctionnelle. Les concepts du RCC et du PDC sont des outils qui permettent d'asseoir cette typologie. Les différents articles montrent qu'il existe des réponses biologiques de même nature aux changements qui interviennent de l'amont vers l'aval, mais qu'elles peuvent varier fortement par suite de discontinuités hydrologiques, géomorphologiques, hydrochimiques, énergétiques, biologiques, que leur origine soit naturelle ou anthropique. Ces ruptures provoquent une cassure de la progressivité et une segmentation des gradients. Les grands aménagements peuvent avoir, d'autre part, un effet d'homogénéisation qui modifie les modalités de remplacement des peuplements depuis la source jusqu'à l'embouchure. Enfin, on connaît mal, dans le cas des grands fleuves, les limites entre la capacité de retour à l'état initial et l'émergence d'une évolution irréversible, lorsque de fortes perturbations interviennent.

Guy PAUTOU

Source : MNHN

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Écologie, revue scientifique de la Société Française d'Écologie, publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée. Les articles sont rédigés de préférence en français ou en anglais. La revue publie aussi des résumés de thèses ainsi qu'une tribune libre et des analyses d'ouvrages.
La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Exceptionnellement, des articles plus longs pourront être pris en considération. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits des articles seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm.
Ils devront comprendre, dans l'ordre :
• Le titre en français et en anglais;
• Le nom du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres et l'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire, sur feuille séparée.
• Un résumé en français et un « abstract » en anglais de 800 signes chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point;
• Une version abrégée de 5000 signes, en français et en anglais ;
• Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais;
• Une proposition de titre courant, en français ou en anglais, selon le cas, ne dépassant pas une quarantaine de signes;
• Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et des noms d'auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.
Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant.
Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format de la revue, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.– *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In :* BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS ™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations de type Mac Draw™ ou Illustrator™ peuvent être utilisées.
Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5'1/4 ***de type HD****.*

Les manuscrits sont soumis, sous forme anonyme, à un minimum de deux referees. La durée d'analyse demandée aux referees est d'un mois. En cas de demande de révision majeure (cf. formulaire d'analyse), la version corrigée est envoyée aux referees pour vérification. L'article est envoyé aux referees dès sa publication.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).
Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Les textes proposés pour la Tribune sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

Adhésion à la Société Française d'Écologie/Price for SFE Members (Exclusively)

(Personne physique)	Cotisation & Lettre de la S.F.E.	Cotisation & Lettre SFE + Écologie
FRANCE & C.E.E	200,00 F	450,00 F
ETRANGER hors CEE	200,00 F	500,00 F
Étudiants, Stagiaires étrangers	50,00 F	190,00 F

Abonnement 1997 à Écologie Vol. 28 (1) au Vol. 28 (4)
(Personne morale) **Numéro de Commission Paritaire : 50062**

Tous nos tarifs s'entendent en francs français, frais de port inclus.
Subscriptions are accepted for calendar year only - Cancellations are not accepted - Trimestrial

Prix public	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
FRANCE	535,00 F	11,23 F	546,23 F
CEE	535,00 F		535,00 F
ETRANGER hors CEE	567,00 F		567,00 F

Agence d'abonnement & librairie Française : remise 10% (sur prix public HT)

	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
FRANCE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
CEE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
ETRANGER hors CEE	510,00 F	10,71 F	520,71 F

Agence d'abonnement & librairie CEE et hors CEE : remise 10% (sur prix public HT)

Adresse de livraison	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
FRANCE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
CEE	481,50 F		481,50 F
ETRANGER hors CEE	510,00 F		510,00 F

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
c/o M. ECHAUBARD,
Laboratoire de Zoologie-Institut National Agronomique
16, rue Claude-Bernard - 75231 Paris cedex 05
Tél. 33-1-44.08.18.22. - Télécopie : 33-1-44.08.18.56.
C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances concernant la revue devront être adressées directement à :

ÉCOLOGIE
Laboratoire d'Écologie Générale
Muséum National d'Histoire Naturelle
4, avenue du Petit-Château - 91800 Brunoy
Téléphone : 33-1-60.47.92.12.
Télécopie : 33-1-60.46.57.19.
: 33-1-60.46.39.14.
Courrier électronique : écologie@worldnet.fr

IMPORTANT : *Les cotisations et les abonnements doivent être payés directement et de façon impersonnelle à la* ***SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE.***

Source : MNHN

TABLE DES MATIÈRES

— *CONTENTS* —

VOLUME 28, 1997

ALARD, D. & POUDEVIGNE, I.– Les facteurs de contrôle de la biodiversité dans un paysage rural : une approche agro-écologique
Factors controlling biodiversity in a rural landscape: an agro-ecological approach ..... **337 (4)**

AULERT, C. & BERNARD, S.– Les Macreuses noires (*Melanitta nigra*) et brunes (*Melanitta fusca*) hivernant au large des côtes du Calvados : Relation entre le régime alimentaire et les peuplements macrozoobenthiques marins littoraux .....
Common Scoters (Melanitta nigra) *and Velvet Scoters* (Melanitta fusca) *wintering off the coasts of the Calvados : Relation between the sea macrozoobenthic populations on the littoral and their diet* ..... **107 (2)**

BARBALAT, S. & BORCARD, D.– Distribution de quatre familles de Coléoptères (Coleoptera Buprestidae, Cerambycidae, Scarabaeidae phytophages et Lucanidae) dans différents écotones forestiers des Gorges de l'Areuse (Neuchâtel, Suisse)
Distribution of four beetle families (Coleoptera: Buprestidae, Cerambycidae, phytophagous Scarabaeidae and Lucanidae) in different forest ecotones in the Areuse Gorges (Neuchâtel, Switzerland). ..... **199 (3)**

BARDAT, J., BENSETTITI, F. & HINDERMEYER X.– Approche méthodologique de l'évaluation d'espaces naturels - exemple de l'application de la Directive Habitats en France
Methodogical approach towards an assessment of naturals areas - Example of the application of the Habitat Directive in France ..... **45 (1)**

BERNIER, N.– Fonctionnement biologique des humus et dynamique des pessières alpines. Le cas de la forêt de Macot-La-Plagne (Savoie)
Humus biological organization and alpine spruce forest dynamics. The example of Macot-La-Plagne forest (Savoie, France) ..... **23 (1)**

BONNET, E., VILKS, A., LENAIN, J.-F. & PETIT, D.– Analyse temporelle et structurale de la relation orthoptères-végétation.
Temporal and structural analysis of the relationships between orthoptera and vegetation ..... **209 (3)**

BOURNÉRIAS, M., SAJALOLI, B., SIMON, L., GRÉGOIRE, F., ARNOULD, P. & WICHEREK, S.– 25 ans d'études mésologiques dans une vallée tourbeuse : l'exemple des marais de Cessières-Montbavin (Aisne, France) : de la connaissance à la gestion.
25 years of mesological studies in a valley peat swamp: the example of Cessières-Montbavin (Aisne, France) ..... **61 (1)**

BROYER, J., CURTET, L., MAILLIER, S. & BOVE, J.-J.– Incidences de la gestion des étangs piscicoles de la Dombes sur la flore aquatique remarquable*Effects of the management of fish ponds in Dombes (east of France) on the rare aquatic flora* ..... **323 (4)**

BRUNET, R.C..– Modifications de quelques paramètres physico-chimiques mesurés dans l'Adour au cours d'un cycle hydrologique annuel.
Modifications of physico-chemical parameters measured in the river Adour during an annual hydrological cycle ..... **129 (2)**

CHIRIO, L. & BLANC, Ch. P.– Analyse de la distribution des reptiles dans le massif de l'Aurès (Algérie)
Distribution analysis of the reptiles in the Aurès massif (Algeria) ..... **281 (4)**

DEVINEAU, J.-L.– Évolution saisonnière et taux d'accroissement des surfaces terrières des ligneux dans quelques peuplements savanicoles soudaniens de l'ouest burkinabé.
Seasonal variation and annual growth rate of the basal area of trees in some sudanian savanna communities in western Burkina Faso ..... **217 (3)**

DOCHE, B., PORNON, A. & ESCARAVAGE, N.– Analyse comparative de quelques aspects de la dynamique et du fonctionnement des landes à Éricacées en fonction de l'altitude (France)
Comparison of different aspects of the dynamics and functioning of heathlands according to altitude (France) ..... **293 (4)**

ELMOZNINO, H. & LOBRY, C.– Automates Cellulaires et Modélisation de la Dynamique Forestière
Cellular Automata and modelization of Forest Dynamics ..... **307 (4)**

FOURNIER, A. **& NIGNAN, S.**– Quand les annuelles bloquent la succession postculturale... Expérimentation sur *Andropogon gayanus* en savane soudanienne (Bondoukuy, Burkina Faso).
When annual herbs interrupt old field succession... Experimentation on Andropogon gayanus *in Sudanese savanna* **13 (1)**

GOMBERT, S. & ASTA, J.– Étude du suivi de la pollution chlorée émise par une usine d'incinération d'ordures ménagères par l'utilisation de bioindicateurs végétaux : lichens et sphaignes
Monitoring the chlorine pollution of a refuse incinerator using lichens and sphagnum mosses ..... **365 (4)**

GUITTET, J.– Georges LEMÉE (1908-1996) † ..... **279 (4)**

MAAMRI, A., CHERGUI, H. & PATTEE, E.– Dynamique des apports de litière végétale et de la faune invertébrée dans une rivière méditerranéenne temporaire : l'Oued Cherraa, au maroc
The dynamics of litter input and invertebrate fauna along the Oued Cherraa (Morocco), a temporary Mediterranean river ..... **251 (3)**

Source : MNHN

TABLE DES MATIÈRES (suite)
— *CONTENTS (follow)* —
VOLUME 28, 1997

MAGDI, M.M., MOHAMED, A.B., LOUTFY, M. HASSAN & SPRINGUEL, I.V.– Effet des facteurs physio-géographiques sur la végétation du désert de la Réserve Biosphère du Wadi Allaqi, Égypte : une analyse multivariée
Effect of physiogeographical factors on desert vegetation Wadi Allaqi biosphere reserve, Egypt. A multivariate analysis ..... **119 (2)**

MILHAU, B., DEKENS, N. & WOUTERS, K.– Évaluation de l'utilisation des ostracodes comme bio-indicateurs potentiels de pollution : application aux eaux de la Slack (Boulonnais, France)
Assessing the use of ostracods as potential bio-indicators of pollution. Application on the Slack river (Boulonnais, France) ..... **3 (1)**

PUYO, J.-Y.– L'affrontement phytogéographie - phytosociologie vu par les forestiers français (1920-1940)
The phytogeography-phytosociology confrontation seen by the French foresters ..... **167 (2)**

RASOLOFOHARINORO, M., BELLAN, M.F. & BLASCO, F.– La reconstitution végétale après l'agriculture itinérante à Andasibe-Périnet (Madagascar)
Reconstitution of the vegetation after shifting agriculture in Andasibe-Périnet (Madagascar) ..... **149 (2)**

SAMRAOUI, B. & BELAIR G. DE.– Les zones humides de Guerbes-Senhadja. Première partie : vue d'ensemble
The Guerbes-Senhadja wetlands (N.E. Algeria). Part I: an overview ..... **233 (3)**

TRIPLET, P. & YÉSOU, P.– Contrôle de l'inondation dans le delta du Sénégal : les Anatidés s'adaptent-ils aux nouvelles situations environnementales ?
Water management in the delta of the Senegal river: how do the Anatidae cope with new environmental situations? ..... **351 (4)**

VANDERPOORTEN, A & KLEIN, J.-P.– Typologie bryologique des pelouses calcaires en Petite Camargue Alsacienne (Haut Rhin, France) appliquée à la gestion conservatoire des milieux semi-naturels
A bryological survey of the Petite Camargue Alsacienne (Haut-Rhin, France) for the ecological management of its calcareous grasslands ..... **179 (2)**

TRIBUNE (*FORUM*) – ANDRÉ, J.– La protection des systèmes forestiers de leurs espèces structurantes aux processus hétérotrophes
Protection of forest ecosytems, from structurant species to heterotrophic process ..... **85 (1)**

BAIZE, D.– L'évaluation globale des sols est-elle possible ?
Is the overall evaluation of soil mantels possible ? ..... **265 (3)**

RÉSUMÉS DE THESES (*THESIS REVIEW*) ..... **91 (1), 189 (2), 271 (3), 373 (4)**

ANALYSE D'OUVRAGE (*BOOKS REVIEWS*) ..... **97 (1), 191 (2), 273 (3), 375 (4)**

L O U I S - J E A N
avenue d'Embrun, 05003 GAP cedex
Tél. : 04.92.53.17.00
Dépôt légal : 113 — Février 1998
Imprimé en France

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN

Source : MNHN

ÉCOLOGIE

— TOME 28 - N° 4 —
Décembre 1997

SOMMAIRE

GUITTET, J.– Georges LEMÉE (1908-1996) † **279**
CHIRIO, L. & BLANC, Ch. P.– Analyse de la distribution des reptiles dans le massif de l'Aurès (Algérie) **281**
DOCHE, B., PORNON, A. & ESCARAVAGE, N.– Analyse comparative de quelques aspects de la dynamique et du fonctionnement des landes à Éricacées en fonction de l'altitude (France) **293**
ELMOZNINO, H. & LOBRY, C.– Automates Cellulaires et Modélisation de la Dynamique Forestière **307**
BROYER, J., CURTET, L., MAILLIER, S. & BOVE, J.-J.– Incidences de la gestion des étangs piscicoles de la Dombes sur la flore aquatique remarquable **323**
ALARD, D. & POUDEVIGNE, I.– Les facteurs de contrôle de la biodiversité dans un paysage rural : une approche agro-écologique **337**
TRIPLET, P. & YÉSOU, P.– Contrôle de l'inondation dans le delta du Sénégal : les Anatidés s'adaptent-ils aux nouvelles situations environnementales ? **351**
GOMBERT, S. & ASTA, J.– Étude du suivi de la pollution chlorée émise par une usine d'incinération d'ordures ménagères par l'utilisation de bioindicateurs végétaux : lichens et sphaignes **365**
RÉSUMÉS DE THÈSES **373**
ANALYSE D'OUVRAGE **375**

CONTENTS

GUITTET, J.– Georges LEMÉE (1908-1996) † **279**
CHIRIO, L. & BLANC, Ch. P.– *Distribution analysis of the reptiles in the Aurès massif (Algeria).* **281**
DOCHE, B., PORNON, A. & ESCARAVAGE, N.– *Comparison of different aspects of the dynamics and functioning of heathlands according to altitude (France)* **293**
ELMOZNINO, H. & LOBRY, C.– *Cellular Automata and modelization of Forest Dynamics* .. **307**
BROYER, J., CURTET, L., MAILLIER, S. & BOVE, J.-J.– *Effects of the management of fish ponds in Dombes (east of France) on the rare aquatic flora* **323**
ALARD, D. & POUDEVIGNE, I.– *Factors controlling biodiversity in a rural landscape: an agro-ecological approach* **337**
TRIPLET, P. & YÉSOU, P.– *Water management in the delta of the Senegal river: how do the Anatidae cope with new environmental situations?* **351**
GOMBERT, S. & ASTA, J.– *Monitoring the chlorine pollution of a refuse incinerator using lichens and sphagnum mosses* **365**
THESIS REVIEW **373**
BOOK REVIEW **375**

ÉCOLOGIE **est indexée dans les bases de données BIOSIS, PASCAL et Cambridge Scientific Abstracts (Animal behavior, Ecology, Entomology, Oceanic et Water Ressources Abstracts)**

Source : MNHN